



Universidade de Aveiro Departamento de Biologia
2010

**VICTOR JOSÉ
BANDEIRA**

**INFLUÊNCIA DO DIMORFISMO SEXUAL NA
LOCOMOÇÃO EM LAGARTIXAS *PODARCIS*.**



**VICTOR JOSÉ
BANDEIRA**

**INFLUÊNCIA DO DIMORFISMO SEXUAL NA
LOCOMOÇÃO EM LAGARTIXAS *PODARCIS*.**

Dissertação apresentada à Universidade de Aveiro para cumprimento dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ecologia, Biodiversidade e Gestão de Ecossistemas, realizada sob a orientação científica do Professor Doutor Miguel Angel Carretero, investigador do CIBIO - Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos e co-orientada pelo Professor Doutor Victor Manuel dos Santos Quintino, Professor Auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro.

o júri

Presidente

Doutor Fernando José Mendes Gonçalves

Professor Associado com Agregação do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

Doutora Ana Perera Leg

Investigadora e bolseira pos-doc do CIBIO – Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto

Doutor Miguel Angel Carretero Fernández

Investigador do CIBIO – Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto

Doutor Victor Manuel dos Santos Quintino

Professor Auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

agradecimentos

Agradeço ao Professor Doutor Victor Quintino por ser meu co-orientador, pela disponibilidade, pelo seu ensinamento, companheirismo e amizade.

Agradeço ao Professor Doutor Miguel Carretero pela orientação científica, por me ter acolhido e integrado neste projecto de estudo desde o primeiro dia, por todos os conhecimentos transmitidos, pelo auxílio precioso em todas as fases deste trabalho, pela disponibilidade e amizade.

Agradeço à Doutora Antigoni Kaliontzopoulou pelo acolhimento, auxílio, paciência, amizade e pelo tempo que despendeu para me acompanhar permanentemente e que se revelou fundamental para a realização deste trabalho; à equipa do CIBIO que sempre respondeu a todas as solicitações.

Agradeço à Professora Doutora Ana Maria Rodrigues por ter depositado confiança ao ter-me proposto a realização do mestrado.

Ao Dr. Alexandre Azevedo pelo debate de ideias e pelo apoio ao longo de todo este percurso.

Finalmente, à minha família, que soube entender os períodos em que estive “ausente”.

palavras-chave

Dimorfismo sexual, *Podarcis bocagei*, desempenho, locomoção, velocidade, aceleração.

Resumo

O dimorfismo sexual no tamanho e na forma, tal como as hipóteses evolutivas que o explicam, têm sido motivo de grande interesse para o estudo e a compreensão tanto para biólogos como mais especificamente, para herpetólogos. No caso da lagartixa-de-Bocage (*Podarcis bocagei*), que apresenta uma variabilidade morfológica muito elevada, o estudo do desempenho locomotor em condições experimentais pode ajudar a elucidar as consequências funcionais dos padrões morfológicos observados e perceber melhor as forças evolutivas que os definem. Neste estudo são apresentados os resultados da análise morfológica de uma população de *P. bocagei* proveniente de um habitat saxícola, bem como os resultados do desempenho alcançados pelos dois sexos ao longo de diversas provas de locomoção. Os resultados evidenciam um dimorfismo sexual acentuado a nível morfológico para os caracteres estudados, embora a relação desse dimorfismo com o desempenho locomotor seja complexa. Pela primeira vez, evidencia-se um dimorfismo sexual significativo no desempenho locomotor nesta família de lagartixas. De modo particular, a velocidade atingida pelos machos em plano horizontal é superior relativamente a outros modos de locomoção, enquanto as fêmeas apresentam um desempenho mais regular. O marcado dimorfismo sexual morfológico observado nesta espécie está reflectido no desempenho locomotor dos dois sexos. Particularmente, os caracteres morfológicos mais associados ao desempenho locomotor são o tamanho corporal e o comprimento relativo dos membros anteriores e posteriores. Dada a importância do desempenho locomotor no contexto da defesa territorial, interação agonística e procura de parceiro, a elevada velocidade atingida pelos machos pode ser o resultado da selecção sexual. Finalmente, o dimorfismo sexual funcional observado no desempenho locomotor pode ter consequências importantes para o desempenho ecológico e para a selecção de microhabitat exibidas pelos dois sexos em condições naturais.

keywords

Sexual dimorphism, *Podarcis bocagei*, performance, locomotion, speed, acceleration.

abstract

Sexual dimorphism in size and shape and the evolutionary hypotheses that may explain them, have long attracted the interest of biologists and more specifically of herpetologists. In the case of the Bocage's Wall Lizard (*Podarcis bocagei*), which exhibits a very high morphological variability, the study of locomotor performance in the laboratory may help elucidate the functional consequences of the morphological patterns observed and enhance our understanding of the underlying evolutionary forces. This study presents the results of the morphological analysis of a population of *P. bocagei* occupying a saxicolous habitat, as well as the performance achieved by both sexes during various locomotion tests. The results show a marked morphological sexual dimorphism, although the relation of this dimorphism with the locomotor performance of the two sexes is complex. Interestingly, this is the first study to detect sexual differences in locomotor performance in lacertids. Particularly, the velocity attained by males is superior on a horizontal plane in relation to other modes of locomotion, while females have a more stable performance across different conditions. The marked morphological sexual dimorphism observed in this species is reflected in the locomotor performance of both sexes. Particularly, the morphological traits associated to locomotion are total body size and the relative length of the fore and hind limbs. Given the importance of locomotor performance in the context of territorial defense, agonistic interactions and partner search the increased performance shown by males may be the result of sexual selection. Finally, the functional sexual dimorphism observed may have important consequences for the ecological performance and microhabitat selection of both sexes in natural conditions.

Índice

Lista de Figuras

Lista de Tabelas

1. Introdução	01
1.1. Dimorfismo sexual	01
1.2. Relação Forma – Função	04
1.3. Estudo funcional do dimorfismo sexual	07
1.4. Objectivos do estudo	08
2. Metodologia	09
2.1. Espécie de estudo – <i>Podarcis bocagei</i>	09
2.2. Exemplares utilizados	11
2.3. Manutenção dos animais no laboratório	12
2.4. Provas de locomoção	13
2.4.1. Plano com substrato de cortiça	15
2.4.2. Labirinto (“Pinboard”)	16
2.4.3. Plano inclinado 65° com substrato de malha metálica	17
2.4.4. Plano inclinado 65° com substrato de cortiça	18
2.5. Caracterização morfológica	19
2.6. Captura dos vídeos	21
2.7. Análise estatística	21
3. Resultados	23
3.1. Biometria	23
3.2. Locomoção	28
3.3. Locomoção vs Biometria	33
4. Discussão	35
4.1. Dimorfismo sexual – Biometria	35
4.2. Dimorfismo sexual – Locomoção	36
4.3. Relação forma-função – Locomoção vs Biometria	39
5. Conclusão	45
6. Bibliografia	47
Anexos	

Lista de Figuras

Figura 1 - Distribuição geográfica de <i>Podarcis bocagei</i> e localização da área de estudo. (Mapa modificado de Sá-Sousa <i>et al.</i> , 2008)	09
Figura 2 - Fêmea (esquerda) e macho (direita) adultos de <i>P. bocagei</i> . (Foto de J. Coutinho)	10
Figura 3 - Muro de granito em Mendões.	11
Figura 4 - Marcação de uma fêmea de <i>P. bocagei</i>	14
Figura 5 - Aspecto geral das estruturas utilizadas nas provas – terrário em vidro e câmara de vídeo digital.	15
Figura 6 - Pista plana com substrato de cortiça.	15
Figura 7 - Labirinto (“Pinboard”).	16
Figura 8 - Plano inclinado a 65° com substrato de malha metálica.	17
Figura 9 - Pormenor do final da pista inclinada com a malha metálica.	17
Figura 10 - Aspecto geral do plano inclinado com substrato de cortiça com um teste a decorrer.	18
Figura 11 - Pormenor de um momento de uma fêmea de <i>P. bocagei</i> durante um teste no plano inclinado.	18
Figura 12 - Caracteres morfológicos medidos. (Modificado de Kaliontzopoulou <i>et al.</i> , 2007)	19
Figura 13 - Quantificação dos caracteres morfológicos com paquímetro digital.	20
Figura 14 - Raio-X da fêmea F11.	20
Figura 15 - Médias com os respectivos intervalos de confiança (95%) das variáveis biométricas (log-transformadas) para fêmeas e machos de <i>P. bocagei</i>	25
Figura 16 - Valores da mediana e intervalo de vértebras do tronco, nos machos e nas fêmeas de <i>P. bocagei</i>	27

Figura 17 - Média das velocidades máximas atingidas durante as quatro provas realizadas (PL, PIN, MAL e COR) nos dois sexos (Fêmeas e Machos) em <i>Podarcis bocagei</i>	30
Figura 18 - Média das acelerações máximas atingidas durante as quatro provas realizadas (PL, PIN, MAL e COR) nos dois sexos (Fêmeas e Machos) em <i>Podarcis bocagei</i>	32
Figura 19 - Associação entre a biometria e a locomoção considerando os valores individuais observados para os eixos construídos pela análise de correlações canônicas.	33
Figura 20 - Representação gráfica dos resultados da análise de correlações canônicas para os dois blocos de variáveis examinados.	34

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Estatística descritiva (em mm) e resultados das comparações estatísticas das variáveis biométricas (log-transformadas) para fêmeas e machos de <i>Podarcis bocagei</i>	24
Tabela 2 - Estatística descritiva e resultados das comparações estatísticas das velocidades máximas alcançadas (log-transformadas) ao longo das quatro provas realizadas pelas fêmeas e machos de <i>Podarcis bocagei</i>	29
Tabela 3 - Estatística descritiva e resultados das comparações estatísticas das acelerações máximas alcançadas (log-transformadas) ao longo das quatro provas realizadas pelas fêmeas e machos de <i>Podarcis bocagei</i>	31

1. Introdução

1.1. Dimorfismo sexual

O dimorfismo sexual é a diferenciação fenotípica (ou seja morfológica, fisiológica, ecológica, etc.) entre machos e fêmeas sexualmente maduros, que reflecte a adaptação de ambos os sexos para as suas funções reprodutivas diferentes (Andersson, 1994; Fairbairn, 1997). O grau e os padrões de dimorfismo sexual, tal como a investigação de hipóteses que explicam a sua evolução, têm sido um paradigma central na biologia evolutiva (Fairbairn, 1997), captando o interesse de biólogos (Kaliontzopoulou *et al.*, 2006). O dimorfismo sexual é uma marca comum nos répteis, aliás a maior parte das espécies são dimórficas em vez de monomórficas (Cooper & Vitt, 1989; Mouton & van Wyk, 1993; Andersson, 1994; Cox *et al.*, 2003).

O dimorfismo sexual na forma e no tamanho, não estão necessariamente interdependentes, já que diferentes espécies podem exhibir combinações diferentes destes dois aspectos, podendo ser dimórficos na forma e no tamanho, só na forma, ou só no tamanho (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008a). Existem factores importantes que podem influenciar as diferenças entre os machos e fêmeas adultos, como as dimensões à nascença, a duração e a taxa de crescimento, a sobrevivência e o tempo de maturidade sexual (Stamps, 1993; Stamps & Krishnan, 1997).

Têm sido propostos diferentes mecanismos evolutivos capazes de originar o aparecimento do dimorfismo sexual nos diferentes taxa (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007). No entanto, eles podem ser resumidos em três forças principais, que agem diferentemente em cada sexo numa determinada direcção: a selecção sexual, a selecção por fecundidade e a selecção natural (Fairbairn, 1997). A selecção sexual pode actuar via combates entre machos, em que os mais robustos são os que mais hipóteses têm de manter um território, aceder às parceiras, e se assim for, conseguir reter a fêmea e copular com sucesso (Stamps, 1983; Olsson & Madsen, 1995, 1998; Olsson *et al.*, 2002). A selecção sexual pode ainda actuar através da escolha, mais ou menos directa, efectuada pelas fêmeas, que podem favorecer um maior tamanho corporal nos machos (Olsson *et al.*, 2002). A selecção por fecundidade pode favorecer as fêmeas com um corpo de maiores dimensões, já que em várias espécies de lagartixas ficou demonstrado que o comprimento do tronco se encontra positivamente correlacionado com o tamanho ou qualidade da postura (Carretero & Llorente, 1995; Braña, 1996; Olsson *et al.*, 2002). O facto de o tronco ser mais comprido nas fêmeas vai facilitar a armazenagem dos ovos, já que estes se dispõem no oviducto, em fila, de modo que se o tronco for mais comprido, haverá mais espaço para mais ovos ou eventualmente para ovos maiores, de forma a haver uma maximização do esforço reprodutivo (Braña, 1996; Olsson *et al.*, 2002).

A selecção natural é outro mecanismo evolutivo que ao actuar em ambos os sexos pode apresentar restrições à evolução de alguns caracteres, por exemplo através do uso do habitat (Stuart-Fox & Moussalli, 2007; Kaliontzopoulou *et al.*, 2010a). A selecção natural pode ainda fazer evoluir o dimorfismo sexual favorecendo a segregação de nichos ecológicos entre sexos e, portanto, diminuindo a competição intraespecífica quando os recursos são limitados (Slatkin, 1984; Shine, 1989) embora habitualmente isto seja mais um resultado colateral do efeito das outras duas forças do que um mecanismo gerador do dimorfismo (Herrel *et al.*, 2002). Em qualquer caso, é evidente que as diferentes pressões selectivas actuando nos membros dos dois sexos podem produzir diferenças sexuais (Andersson, 1994). A evolução das diferenças sexuais na morfologia pode ser vista como um caso de evolução em mosaico, com os mecanismos de selecção sexual, selecção por fecundidade e selecção natural a agir diferentemente em ambos os sexos e em diferentes partes do corpo (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007).

Os lacertídeos, em particular, providenciam uma oportunidade para estudos comparativos e são um bom modelo para o estudo da evolução do dimorfismo sexual porque este grupo apresenta uma notável variação de tamanho e forma nos dois sexos (Cox *et al.*, 2003). Na maioria das espécies de lacertídeos os machos são maiores do que as fêmeas (Böhme, 1986; Pérez-Mellado, 1998b). Os machos e as fêmeas diferem também na forma do corpo: enquanto os machos têm a cabeça relativamente maior e os membros relativamente mais compridos, as fêmeas apresentam o tronco mais comprido (Vanhooydonck *et al.*, 2000) e a cauda mais curta (Carretero & Llorente, 1993). Além disso, tanto as dimensões da cabeça como o comprimento do tronco têm demonstrado ter uma relação alométrica com a dimensão total de machos e fêmeas, respectivamente, fornecendo um suporte indirecto para a selecção sexual e de fecundidade específica para estas características (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007, 2010b).

É importante considerar o dimorfismo sexual nas diferentes partes do corpo (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008a). Embora o tamanho total tenha atraído mais atenção para os estudos sobre o dimorfismo sexual, o tamanho relativo e as diferentes formas das diversas partes do corpo podem ser bastante mais informativas sobre as pressões selectivas colocadas em cada sexo (Cooper & Vitt, 1989; Braña, 1996; Hews, 1996; Barbadillo & Bauwens, 1997; Butler & Losos, 2002; Olsson *et al.*, 2002). As diferentes partes do corpo servem diferentes (e por vezes múltiplas) funções e por este motivo, focando os estudos em estruturas particulares podem ser fornecidas informações sobre os mecanismos evolutivos subjacentes ao dimorfismo sexual (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008a). Por exemplo, os machos e as fêmeas de *Podarcis bocagei* diferem alometricamente em todos os caracteres da cabeça em relação ao tamanho do corpo, em que os machos apresentam um aumento desproporcional das dimensões da cabeça (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008a). Por conseguinte, o dimorfismo sexual para os caracteres da cabeça nos adultos desta espécie é o resultado das diferenças na forma de ambos os sexos durante o estado imaturo e do crescimento hipermétrico da cabeça em relação ao

tamanho do corpo nos machos (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008a). Este dimorfismo já é detectável antes da maturidade sexual (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008a), o que indica a sua relevância funcional. As dimensões da cabeça encontram-se directamente relacionadas com a musculatura da mandíbula e com a força que ela emprega (Herrel *et al.*, 1996, 1998, 2001), estrutura esta que se encontra implicada não só no comportamento competitivo e na cópula, mas também na alimentação, no comportamento anti-predatório, na utilização do refúgio e do habitat e, na aquisição do território (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007, 2008a).

Em relação ao dimorfismo sexual no comprimento do tronco, encontra-se provada a existência de variação no número de vértebras pré-sacrais, em que as fêmeas da maioria dos lacertídeos contam um número superior de vértebras pré-sacrais tanto no tronco como na totalidade destas vértebras, enquanto os machos apresentam maior número de vértebras cervicais (Arnold, 1973, 1989; Kaliontzopoulou *et al.*, 2008b). Potencialmente, o maior número de vértebras no tronco das fêmeas está relacionado com o seu tronco mais comprido (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007). Como já foi dito, este padrão é promovido pela selecção natural para garantir a disponibilidade de espaço para a disposição dos ovos (Braña, 1996; Olsson *et al.*, 2002). De um ponto de vista mais mecânico, um maior número de vértebras no tronco poderá estar correlacionado com o aumento da flexibilidade corporal (Hoffstetter & Gasc, 1969) e com o facto de poder haver uma compensação da mobilidade, por esta ser mais reduzida durante o período da gravidez (Van Damme *et al.*, 1989). De qualquer modo a gravidez só dura 3 a 4 meses por ano, e portanto este dimorfismo deve ser no mínimo selectivamente neutro durante o resto do ano.

O dimorfismo sexual patente na dimensão dos membros é outro factor a considerar, já que estes são maiores nos machos do que nas fêmeas (Vanhooydonck *et al.*, 2000; Kaliontzopoulou *et al.*, 2007, 2010b). Esta diferença poderia estar relacionada com uma utilização diferente do habitat, o que implicaria segregação entre sexos em termos de uso de microhabitat, embora não haja ainda nenhum estudo que o demonstre em lacertídeos. No entanto, o facto da morfologia nos membros ser diferente, pode colocar a hipótese do padrão de locomoção ser diferente entre sexos. Por exemplo, machos e fêmeas de uma mesma população, que partilhe o mesmo habitat, podem utilizar diferentes microhabitats em relação com a composição da dieta ou com a estrutura social (Slatkin, 1984; Shine, 1989). As diferenças sexuais nos hábitos alimentares são comuns entre os répteis, sugerindo que a selecção para a divergência de nicho pode contribuir substancialmente para a evolução do dimorfismo sexual (Slatkin, 1984; Vincent & Herrel, 2007). Mesmo que a selecção sexual seja responsável pela divergência morfológica nos tamanhos do corpo e da cabeça, existem factores ecológicos que podem actuar tanto para restringir como para ampliar esta diferença (Shine, 1989).

1.2. Relação Forma – Função

Estudos levados a cabo em diferentes famílias de lagartixas indicam que independentemente da diferença morfológica entre os dois sexos, a variação da morfologia nas populações naturais pode ser o resultado da acção de mecanismos selectivos que criam uma estreita ligação entre as diferentes estruturas e suas funções (Arnold, 1983; Kingsolver & Huey, 2003). Podem ser tomados como exemplos desta ligação, o caso da dimensão da cabeça com a força da mordedura, ou o da dimensão corporal e o comprimento das extremidades com a capacidade locomotora. Particularmente, a capacidade locomotora nas lagartixas tem sido um modelo muito estudado para se perceber como é que a selecção natural promove a co-evolução entre a função e o desenho corporal (Garland & Losos, 1994; Van Damme *et al.*, 2003).

Os estudos da função locomotora têm contribuído para o nosso entendimento em questões cruciais em biologia, como por exemplo se a estrutura corresponde à função (Irschick & Garland, 2001), ou se a capacidade de desempenho do organismo se encontra adaptada ao próprio habitat (Losos & Irschick, 1996). Estes estudos apresentam aplicações nos campos da biologia da conservação, da biologia evolutiva e da ecologia (Van Damme *et al.*, 1998; Irschick & Garland, 2001), visto que as habilidades motoras são consideradas cruciais para capturar as presas, para fugir dos predadores e durante a interacção social em muitas espécies de lagartos. A locomoção tem, portanto, uma função ecológica relevante (Van Damme *et al.*, 1998; Aerts *et al.*, 2000; Braña, 2003; Lailvaux, 2007) e um papel significativo nas discussões sobre a adaptação das espécies (Irschick & Garland, 2001).

Algumas características morfológicas têm efeitos previsíveis sobre a locomoção. Nos tetrápodes terrestres com extremidades bem desenvolvidas, a locomoção é constituída por vários componentes, como a velocidade, a aceleração, resistência, manobrabilidade e, por modos, como a corrida em plano horizontal ou em escalada (Aerts *et al.*, 2000). Por exemplo, a velocidade depende do comprimento e da frequência da passada, mas a morfologia deve afectar a velocidade, principalmente porque é ela que determina o comprimento da passada, assim como a frequência da passada é fortemente influenciada por factores fisiológicos e biomecânicos adicionais (Aerts *et al.*, 2000; Braña, 2003). O comprimento da passada depende da extensão total da pata, do comprimento relativo dos segmentos do membro e da extensão dos músculos (Farley & Ko, 1997; Braña, 2003). No entanto, para além dos efeitos das características morfológicas no desempenho das funções locomotoras devem ter-se em conta as limitações fisiológicas e ecológicas que operam em condições naturais (ex: acuidade visual, ambiente natural a três dimensões e heterogeneidade na temperatura) (Braña, 2003). Tem-se demonstrado que a actividade normal não requer o uso da capacidade máxima da locomoção e até mesmo a locomoção de baixa velocidade tem algumas vantagens fisiológicas e

energéticas e, pode melhorar o desempenho de algumas funções que exijam resistência prolongada ou acuidade visual (Irschick & Losos, 1998; Irschick *et al.*, 2005). A velocidade de corrida pode ainda estar comprometida pela especialização por outras funções como a capacidade de aceleração, resistência ou agilidade (Van Damme *et al.*, 1997). Os sáurios raramente usam as velocidades máximas durante a captura de alimento e em encontros entre conspecíficos, mas mais frequentemente a evitar predadores (Van Damme *et al.*, 1997; Braña, 2003). No entanto, a predação parece ser o agente de selecção mais provável para a capacidade em atingir grande velocidade (Van Damme *et al.*, 1997).

A ligação evolutiva entre morfologia e capacidade locomotora em sáurios tem sido estudada mais frequentemente no contexto do paradigma ecomorfológico (Arnold, 1983), que estabelece esta ligação examinando a sua relevância para o *fitness* relacionado com a ecologia, e mais especificamente para o uso do habitat. De acordo com o paradigma de Arnold (1983), devido à importância ecológica da locomoção, espera-se que a morfologia esteja associada a características físicas e estruturais do habitat utilizado pelo organismo, sendo importante para compreender os processos de adaptação (Arnold, 1983). A selecção que as lagartixas fazem do seu habitat pode determinar alguns aspectos relacionados com a sua mobilidade e a funcionalidade dos membros na sua utilização, bem como permite prever a sua resposta a modificações no habitat causadas por modos naturais e/ou artificiais (Martín & Salvador, 1995). A adaptação é baseada no entendimento de que uma espécie pode ocupar um microhabitat de disponibilidade limitada de modo preferencial, adaptando a sua morfologia, fisiologia e comportamento para se adequar a esse ambiente (Vanhooydonck & Van Damme, 1999). Implícito nesta noção está o princípio de que uma espécie que se especializou para ser um excelente explorador num tipo de microhabitat será inferior quando utiliza outros (Vanhooydonck & Van Damme, 2001). Este princípio é geralmente explicado pela existência de *trade-offs* entre as características que impedem a evolução simultânea de um óptimo desempenho e as características que exigem adaptações biomecânicas e fisiológicas adversárias, isto porque a optimização do desempenho de um componente pode ter um efeito negativo no desempenho de outro, pois duas funções podem envolver dois requisitos diferentes, envolvendo características fisionómicas diferentes como tipos de músculos ou proporções do esqueleto (Aerts *et al.*, 2000).

Na família Lacertidae, a de mais interesse para a contextualização deste trabalho, tem sido observada uma associação biomecânica entre a proporção dos membros, a forma geral do corpo e o uso do habitat a nível interespecífico (Vanhooydonck & Van Damme, 1999). Especificamente, as espécies que fazem corridas rápidas em áreas abertas apresentam as patas traseiras relativamente longas e os membros anteriores mais curtos (Arnold, 1998; Vanhooydonck & Van Damme, 1999; Vanhooydonck *et al.*, 2000; Vanhooydonck & Van Damme, 2001). Os membros posteriores mais longos favorecem a corrida pois aumentam o comprimento da passada e por consequência aumentam a velocidade (Arnold, 1998; Vanhooydonck *et al.*, 2000; Vanhooydonck & Van Damme,

2001). O facto de os membros anteriores serem mais curtos, é-lhes vantajoso, porque não impedem o movimento dos membros posteriores (Vanhooydonck *et al*, 2000). No extremo, isto pode conduzir ao bipedismo (Aerts *et al.*, 2003). Pelo contrário, durante a escalada, os membros mais compridos prejudicam a subida, movendo o centro de massa e o equilíbrio (Arnold, 1998; Vanhooydonck & Van Damme, 2001). A capacidade de trepar está dependente de outros factores tal como o ângulo formado pelos músculos do animal bem como pelo momento do membro (Vanhooydonck *et al*, 2000). Assim, o comprimento relativo dos membros, os seus componentes e a sua musculatura também variam de acordo com a especialização do habitat de cada espécie (Arnold, 1998). Embora esta relação entre a morfologia e a locomoção venha sendo estudada num contexto interespecífico (Vanhooydonck & Van Damme, 1999, 2001), as hipóteses biomecânicas propostas esperam-se que também tenham relevância para se perceber a coevolução de forma e função ao nível intraespecífico, e particularmente para examinar se a diferenciação morfológica entre os dois sexos se encontra reflectida na sua capacidade locomotora.

Outro aspecto morfológico relevante para a capacidade locomotora é a flexibilidade do corpo. Um corpo com mais flexibilidade, que é provavelmente auxiliada por um grande número de vértebras por unidade de comprimento (Van Damme & Vanhooydonck, 2002), apresentará maior manobrabilidade. Portanto, espera-se que as espécies que vivem em habitats com zonas densamente arborizadas, com paredes de pedra e rochas, onde a manobra corporal é importante, tendem a possuir mais vértebras numa dada zona do corpo, do que as espécies que vivem em habitats abertos e sem obstáculos, onde as capacidades de aceleração e de velocidade são mais significativas (Van Damme & Vanhooydonck, 2002). A suposição de que a flexibilidade ajuda a manobrabilidade mas prejudica a velocidade rectilínea ou a capacidade de aceleração exige mais evidências empíricas, porque, por exemplo, uma grande flexibilidade lateral do corpo pode ajudar a aumentar o comprimento do passo, e por sua vez a velocidade de corrida, em vez de impedir a velocidade (Van Damme & Vanhooydonck, 2002).

As diferenças morfológicas que se traduzam no desempenho locomotor dos lacertídeos podem provar alguns pressupostos sobre o desempenho em ambos os sexos. Caso as diferenças anatómicas não se traduzam no desempenho locomotor, outras forças poderão estar envolvidas. Mas, isto depende da existência de situações de conflitos de escolha (*trade-offs*) em que se poderá perder uma qualidade em detrimento de outra entre os vários estilos e maneiras de se locomover, como por exemplo a corrida em altura contra o movimento de trepar (Vanhooydonck & Van Damme, 1999). Pressupõe-se que cada espécie do género *Podarcis* apresente adaptações morfológicas que lhes permita um melhor desempenho nos respectivos habitats (Sá-Sousa, 2001), o que por sua vez, estará correlacionado com a sua capacidade competitiva (Vanhooydonck *et al*, 2000). É importante salientar que a espécie de estudo deste trabalho (*Podarcis bocagei*) é relativamente generalista dentro da variação observada no grupo de *Podarcis* Ibéricas e

Norte-africanas, no qual se inclui filogeneticamente, nem puramente *ground-dweller* nem exclusivamente saxícola. O estudo dos efeitos da utilização das estruturas do habitat na capacidade de correr pequenas distâncias a grande velocidade nos lacertídeos é pertinente, porque estudos realizados noutros sáurios têm demonstrado que esta mesma capacidade máxima dos répteis é hereditária, repetível e, nalguns casos, é importante para manter uma boa condição física (Irschick & Losos, 1999).

1.3. Estudo funcional do dimorfismo sexual

O estudo das funções ecológicas pode revelar a extensão com que a capacidade de desempenho é utilizada na natureza durante os diferentes comportamentos, fornecendo assim informações sobre o potencial de selecção que actua numa determinada característica morfológica (Irschick & Garland, 2001; Irschick *et al.*, 2007).

Muita da diversidade morfológica e comportamental que se observa hoje no reino animal surgiu através da selecção sexual (Irschick *et al.*, 2007b). Dois dos mais importantes processos que envolvem o vasto campo da selecção sexual são a competição entre machos e as escolhas efectuadas pelas fêmeas (Lailvaux & Irschick, 2006; Irschick *et al.*, 2007b). Uma elevada capacidade locomotora nos machos providencia uma elevada capacidade antagonística, o que lhes permite obter territórios maiores e ter acesso a mais fêmeas (Stamps, 1983). Os machos com maior desempenho, incluindo a resistência e a velocidade, conseguem resolver melhor as disputas com os machos que apresentem um desempenho mais fraco (Lailvaux & Irschick, 2006). Por outro lado, não se deverá ignorar o facto de que muitas características fisiológicas e de desempenho se encontram sujeitas a mudanças sazonais, e portanto, as relações entre as características sexuais e funcionais, incluindo o desempenho e a fisiologia, poderão ser dinâmicas (Lailvaux & Irschick, 2006).

A selecção sexual actua agindo sobre a variação no sucesso reprodutor (Husak *et al.*, 2006). Através da análise da paternidade genética, Husak *et al.* (2006) conseguiram determinar que a velocidade atingida pelos machos de *Crotaphytus collaris* influencia a área territorial, já que a velocidade é importante para a defesa dos territórios estabelecidos, bem como o número de descendentes por eles produzidos. Machos que atingem maiores velocidades obtêm maior sucesso reprodutivo, provavelmente porque acasalam com mais fêmeas, as quais se encontram sobrepostas nos seus territórios (Husak *et al.*, 2006). Assim, obtém-se uma ligação directa entre o desempenho locomotor e o sucesso reprodutivo, provando que a selecção sexual pode actuar directamente sobre o desempenho na velocidade e conduzir à evolução das características morfológicas subjacentes. Esta observação é consistente com o dimorfismo sexual observável nos sáurios, em que os membros dos machos são maiores que os das fêmeas (Husak *et al.*, 2006).

As diferenças entre sexos no desempenho locomotor têm recebido pouca atenção nos animais (Lailvaux *et al*, 2003). Em muitos casos, as diferenças sexuais no desempenho são atribuídas primeiramente ao dimorfismo sexual no tamanho (Lailvaux, 2007). Mas, no caso de algumas espécies do género *Podarcis*, como *P. sicula* ou *P. tiliguerta*, o tamanho do corpo tem pouco efeito na velocidade máxima medida em laboratório ou na locomoção de cada sexo, ou então machos e fêmeas apresentam capacidades de desempenho semelhantes após a correcção para o tamanho (Lailvaux, 2007). Esta aparente semelhança entre os sexos, tem sido interpretada como uma falta de selecção diferencial para as capacidades locomotoras dos machos relativamente às fêmeas, ou alguma restrição dos machos e/ou das fêmeas de responder à selecção específica do sexo (Lailvaux, 2007). Num estudo envolvendo três espécies de lagartixas (Vanhooydonck *et al.*, 2000), a média da velocidade máxima não diferiu nem entre espécies, nem entre sexos, e as diferenças de SVL não afectaram os resultados (Vanhooydonck *et al*, 2000). Há que ter em consideração que nem sempre os dimorfismos sexuais no tamanho do corpo representam toda a variação observada no desempenho (Lailvaux, 2007). Além disso, enquanto as capacidades locomotoras dos dois sexos podem ser evidentes no laboratório, o desempenho ecológico na natureza é provavelmente o resultado de complexas interacções entre o sexo, a sensibilidade térmica, o tipo de habitat e a compensação do comportamento locomotor (Lailvaux, 2007). Braña (2003) concluiu que mesmo havendo diferenças morfológicas entre machos e fêmeas, o desempenho nas corridas quase que não é afectado por estas diferenças, e a regressão da velocidade de explosão bem como a covariação da capacidade locomotora são bastante similares em ambos (Braña, 2003).

1.4. Objectivos do estudo

Neste contexto, as lagartixas do género *Podarcis* apresentam um dimorfismo sexual no tamanho e na forma, como por exemplo no tamanho do tronco e dos membros, e no número de vértebras. Atendendo a que estes caracteres se encontram directamente relacionados biomecanicamente com a locomoção, prevê-se que existam diferenças na capacidade locomotora entre machos e fêmeas. Neste estudo irão comparar-se os dois sexos de *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) para avaliar se há diferenças no desempenho, quais os caracteres anatómicos que se correlacionam com a locomoção. Especificamente, analisar-se-ão as biometrias dos caracteres relacionados com a locomoção nas lagartixas, que realizarão quatro provas distintas, nas quais se determinarão as velocidades e as acelerações atingidas. Com base nas previsões anteriores esperam-se encontrar diferenças no desempenho locomotor provocado pelo efeito das diferenças morfológicas entre sexos da mesma espécie. E havendo diferenças morfológicas, determinar-se-á se estas conseguem explicar as diferenças no desempenho locomotor.

2. Metodologia

2.1. Espécie de estudo – *Podarcis bocagei*

Os lacertídeos do género *Podarcis* formam um grupo de lagartos que evoluiu e se diversificou na Bacia Mediterrânica (Carretero, 2008). Eles representam um elemento relevante da herpetofauna dos ecossistemas Mediterrânicos, onde desempenham um importante papel ecológico na cadeia alimentar (Carretero, 2004). Particularmente, a lagartixa-de-Bocage, *Podarcis bocagei* (Seoane 1884), é uma espécie endémica do Noroeste da Península Ibérica, com grande parte da sua distribuição situada a Norte do Rio Douro, a excepção é uma pequena área que se estende desde o litoral a Norte de Espinho até às Serras da Freita e Gralheira (Sá-Sousa *et al.*, 2002; Loureiro *et al.*, 2008). O limite meridional da sua distribuição situa-se a cerca de 25 a 30 km a Sul deste rio (Loureiro *et al.*, 2008). À medida que se avança para Norte, a sua distribuição alarga-se desde as zonas de litoral para o interior, sendo limitada pelas zonas com o clima predominantemente mediterrânico (Loureiro *et al.*, 2008). Ocorre desde o nível do mar até aos 1900 metros de altitude (Loureiro *et al.*, 2008; Sá-Sousa *et al.*, 2008). É uma espécie ubíqua e localmente abundante, que ocupa diversos tipos de habitat, como bosques caducifólios com clareiras, matos Atlânticos essencialmente povoados por exemplares dos géneros *Taxus* e *Erica*, pastagens húmidas, dunas costeiras ou zonas rurais incluindo os muros de aldeias (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001; Loureiro *et al.*, 2008; Sá-Sousa *et al.*, 2008). Geralmente, vive em substratos rochosos que trepa frequentemente, como interstícios de muros e fissuras de rochas, no solo, em taludes de terra ou sob o coberto vegetal (Kaliontzopoulou *et al.*, 2006; Loureiro *et al.*, 2008).

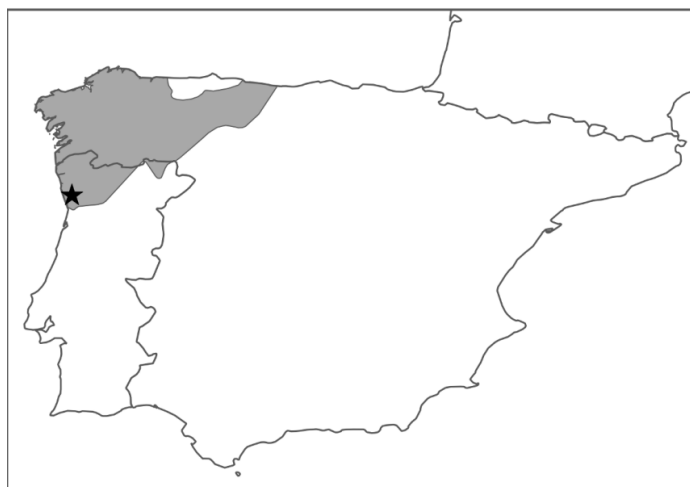


Figura 1 – Distribuição geográfica de *Podarcis bocagei* e localização da área de estudo. (Mapa modificado de Sá-Sousa *et al.*, 2008)

A lagartixa-de-Bocage apresenta um comprimento máximo de cerca de 70 mm (cabeça – corpo), corpo robusto e cilíndrico, cabeça alta, relativamente curta e focinho arredondado e órbitas oculares pouco proeminentes (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). Apresenta um dimorfismo sexual a nível morfológico bastante evidente (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007, 2008a, 2010a,b), o dorso é manchado de verde-escuro, as zonas dorso-laterais tomam um verde intenso com limites irregulares nos machos, enquanto as fêmeas apresentam limites definidos de cor verde ou amarela (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). Os machos possuem padrões de coloração mais intensos, geralmente as fêmeas apresentam o dorso acastanhado com linhas dorso-laterais amarelas ou verdes, enquanto o dorso e as linhas dorso-laterais nos machos são esverdeadas (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). Os machos são maiores, têm a cabeça mais larga, são mais robustos e as extremidades são mais longas que as das fêmeas, cujo tronco é mais comprido que o dos machos (Kaliontzopoulou *et al.*, 2007, 2008a, 2010a,b).



Figura 2 – Fêmea (esquerda) e macho (direita) adultos de *P. bocagei*. (Foto de J. Coutinho)

A sua actividade tem início em Fevereiro ou Março e prolonga-se até meados de Novembro, mas caso a temperatura não desça abaixo de 10°C, como acontece nas áreas costeiras podem encontrar-se alguns exemplares activos durante o Inverno (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). Normalmente, passam o período de latência sob raízes ou pedras. Os indivíduos activos exibem uma temperatura próxima dos 32°C (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001).

As cópulas ocorrem desde Março a Julho e as fêmeas podem realizar entre uma a três posturas por ano com 2 - 9 ovos (Galán, 1997). A eclosão ocorre dois a três meses após a postura (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). A maturidade sexual é atingida aos dois

anos de vida, quando as fêmeas atingem 44 ou 45 mm e os machos 46 a 50 mm de SVL (Snout-vent length – comprimento cabeça - cloaca) (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). A longevidade desta espécie é de cerca de 4 anos (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001).

Alimenta-se sobretudo de aranhas e de escaravelhos (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). Os principais predadores da lagartixa-de-Bocage são répteis como a *Coronella austriaca*, *C. girondica*, *Rhinechis scalaris*, as duas espécies do género *Vipera*, *Timon lepidus*, e várias aves, como por exemplo, o *Falco tinnunculus* (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001). Não possui mecanismos de defesa elaborados, quando ameaçada limita-se a fugir ou quanto muito, pode exercer a autotomia da cauda (Ferrand de Almeida *et al.*, 2001).

2.2. Exemplos utilizados

Os indivíduos utilizados neste experimento foram capturados no lugar de Mendões, na localidade de S. Mamede do Coronado, a cerca de 8 Km da Trofa, no Noroeste de Portugal (41.2853°N, 8.5745°W; datum: WGS 1984 ; altitude 50 m, Setembro de 2008). Neste local predomina uma paisagem agrícola de campos de milho e fragmentos de floresta alóctone. As lagartixas ocupam principalmente os muros de granito, que estabelecem os limites dos campos agrícolas. As capturas foram realizadas ao longo destes muros, numa extensão de cerca de 600 metros e fazendo uso de um laço. Entre os blocos graníticos existem inúmeros interstícios, onde as lagartixas encontram refúgio e atingem densidades populacionais consideráveis.



Figura 3 – Muro de granito em Mendões.

A época do ano escolhida para as provas de velocidade foi o início do Outono. Esta escolha foi propositada, tendo em conta que o período reprodutivo estava finalizado e que as lagartixas tinham tido tempo de recuperar as suas reservas (Galán, 1996). Além disso, se as experiências tivessem sido realizadas na Primavera muitas das fêmeas transportariam ovos, encontrando-se em condições desiguais relativamente aos machos. Com efeito, o peso e o volume dos ovos nas fêmeas poderia interferir na velocidade e na forma como elas se movimentariam, caso se encontrassem grávidas (Irschick & Garland, 2001; Husak, 2006). Da mesma forma, as lagartixas que apresentavam a cauda cortada recentemente foram excluídas das provas, já que a autotomia da cauda pode influenciar significativamente o desempenho locomotor (Chapple & Swain, 2002; Martin & Avery, 1998).

Após a captura, para cada exemplar foi determinado o comprimento entre a ponta do focinho e a cloaca (SVL) com o auxílio de um paquímetro digital (precisão 0,01 mm). Só se utilizaram indivíduos adultos para as provas. De acordo com a literatura (Carretero *et al.*, 2002, 2006) considerou-se que os espécimes com SVL inferior a 45 mm não eram adultos e foram libertados no local das capturas; os espécimes cujo SVL era igual ou superior a 45 mm, foram sexados através da coloração, do aspecto dos poros femorais e do tamanho da cabeça.

No total foram capturados 33 indivíduos adultos, 13 fêmeas e 20 machos. Contudo, apenas foram incluídos nos tratamentos estatísticos aqueles indivíduos que realizaram todas as provas com sucesso (12 fêmeas e 12 machos).

2.3. Manutenção dos animais no laboratório

No laboratório, as lagartixas foram mantidas em terrários individuais de plástico transparente que eram encerrados com uma tampa de rede. Foi utilizado areão de rio como substrato, duas pedras argilosas para servir como refúgio, um recipiente com água e outro com alimento *ad-libitum* (larvas de *Tenebrio* sp. e microgrilos, *Acheta domestica*).

As lagartixas foram mantidas numa zona com luminosidade natural e colocadas em sol directo durante cerca de 60 minutos por dia e permaneceram em cativeiro apenas durante o período em que decorreram as provas, tendo sido colocadas em liberdade no local de origem, cerca de 30 dias após a captura. A captura e o manuseio das lagartixas foram efectuados ao abrigo de uma licença de captura com fins científicos concedida pelo Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade (ICNB, Portugal).

2.4. Provas de locomoção

Foram realizadas quatro provas diferentes (Van Damme *et al*, 1997; Vanhooydonck *et al*, 2000) para avaliar a locomoção nas lagartixas num amplo leque de situações naturais: “plano com substrato de cortiça”, “labirinto”, “plano inclinado com substrato de malha metálica” e “plano inclinado com substrato de cortiça” (Vanhooydonck *et al*, 2000). Estas provas foram estruturadas no interior de um terrário de vidro com 2,5 m de comprimento, 0,50 m de largura e 0,50 m de altura. Este terrário foi instalado num laboratório, com temperatura controlada (31°C).

Todas as repetições das diferentes provas foram filmadas com uma câmara de vídeo digital (Canon XM-2) e posteriormente digitalizadas através de um software específico para este propósito (ver mais à frente). Foi colocada uma fita métrica no fundo do terrário para servir como referência durante a digitalização dos vídeos realizada posteriormente. Em todas as provas as lagartixas foram estimuladas a correr através de leves toques infligidos com uma cana, na extremidade da cauda.

Para cada prova foram realizadas cinco repetições por indivíduo (Van Damme *et al*, 1997; Vanhooydonck *et al*, 2000), aleatoriamente e a diferentes horas do dia para evitar habituação e eventuais efeitos das variações temporais. Além disso, cada animal realizou apenas dois testes por dia de forma a maximizar as velocidades e a evitar o stress e a fadiga. A fim de organizar todas as provas, foi elaborado um calendário de provas (Anexo I). Cerca de 90 minutos antes de cada prova, os terrários individuais eram colocados no interior do laboratório, para que os animais atingissem a temperatura corporal de 32°C (Amaral *et al*, 2006). Todas as lagartixas foram marcadas no início da primeira prova (e sempre que necessário) com pequenas marcas de cor verde fluorescente nas escápulas para facilitar a posterior marcação digital desta zona corporal nos vídeos.



Figura 4 – Marcação de uma fêmea de *P. bocagei*.

2.4.1. Plano com substrato de cortiça (PL)

A estrutura utilizada nesta prova foi elaborada no interior do terrário de vidro, cujo fundo foi revestido com cortiça. O trajecto media 1,69 m de comprimento (distância máxima captada pela câmara de vídeo digital) e 15 cm de largura. A câmara de vídeo foi instalada perpendicularmente a cerca de 2,20 m de altura do modelo, no topo da sala onde decorreram as provas.

Nesta prova, as lagartixas foram estimuladas a correr em linha recta num trajecto plano e sem obstáculos.



Figura 5 – Aspecto geral das estruturas utilizadas nas provas – terrário em vidro e câmara de vídeo digital.



Figura 6 – Pista plana com substrato de cortiça.

2.4.2. Labirinto (“Pinboard”) (PIN)

A estrutura utilizada nesta prova foi elaborada no interior do terrário de vidro, onde se instalou uma espécie de labirinto, que consistia numa prancha com fundo de cortiça e com pinos de 10 cm de altura, fixos na vertical nesta mesma prancha. Este “pinboard” tinha 90 cm de comprimento e 15 cm de largura. A distância entre pinos na mesma linha era de 3,4 cm e entre linhas cerca de 2,95 cm. A câmara de vídeo foi instalada perpendicularmente a cerca de 2,20 m de altura do modelo, no topo da sala onde decorreram as provas.

Nesta prova, as lagartixas foram estimuladas a correr ao longo de um labirinto cujos obstáculos são **pinos** de madeira que “obrigam” a lagartixa a serpentear através do trajecto já que tem que os contornar.



Figura 7 – Labirinto (“Pinboard”).

2.4.3. Plano inclinado 65° com substrato de malha metálica (MAL)

A estrutura utilizada nesta prova consistiu num terrário de vidro, no interior do qual foi instalada uma rampa formando um ângulo de 65°, revestida com uma malha de rede metálica (diâmetro - 0,2 mm). Esta rampa apresentava 1,20 m de comprimento e 15 cm de largura e é marginada por duas placas de contraplacado e por um saco de pano azul-escuro no término da rampa com a função de recolher os animais no final da corrida ascendente. A câmara de vídeo foi instalada a cerca de 1,50 m frente ao modelo, a meio da altura da rampa.

Nesta prova, as lagartixas foram estimuladas a correr no sentido ascendente num substrato de malha metálica.



Figura 8 – Plano inclinado a 65° com substrato de malha metálica.



Figura 9 – Pormenor do final da pista inclinada com a malha metálica.

2.4.4. Plano inclinado 65° com substrato de cortiça (COR)

A estrutura utilizada nesta prova é semelhante à anterior, com uma única alteração, o revestimento da rampa é de cortiça.

Nesta prova, as lagartixas foram estimuladas a correr no sentido ascendente num substrato de cortiça.



Figura 10 – Aspecto geral do plano inclinado com substrato de cortiça com um teste a decorrer.



Figura 11 – Pormenor de um momento de uma fêmea de *P. bocagei* durante um teste no plano inclinado.

2.5. Caracterização morfológica

A fim de caracterizar morfológicamente os indivíduos que participaram nas provas, foram quantificados (com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm) 10 caracteres morfológicos, relevantes para a locomoção e para o dimorfismo sexual (Kaliontzopoulou *et al.*, 2010b): além do SVL foram medidos, TRL, HL, HW, HH, FFL, FL, TBL, 4TL e HFL.

SVL – snout-vent length – comprimento da ponta do focinho à cloaca

TRL – trunk length – comprimento do tronco

HL – head length – comprimento da cabeça

HW – head width – largura da cabeça

HH – head height – altura da cabeça

FFL – front foot length – comprimento da pata anterior

FL – femur length – comprimento do fêmur

TBL – tibia length – comprimento da tíbia

4TL – 4th toe length – comprimento do 4º dedo da extremidade posterior

HFL – hind foot length – comprimento da pata posterior

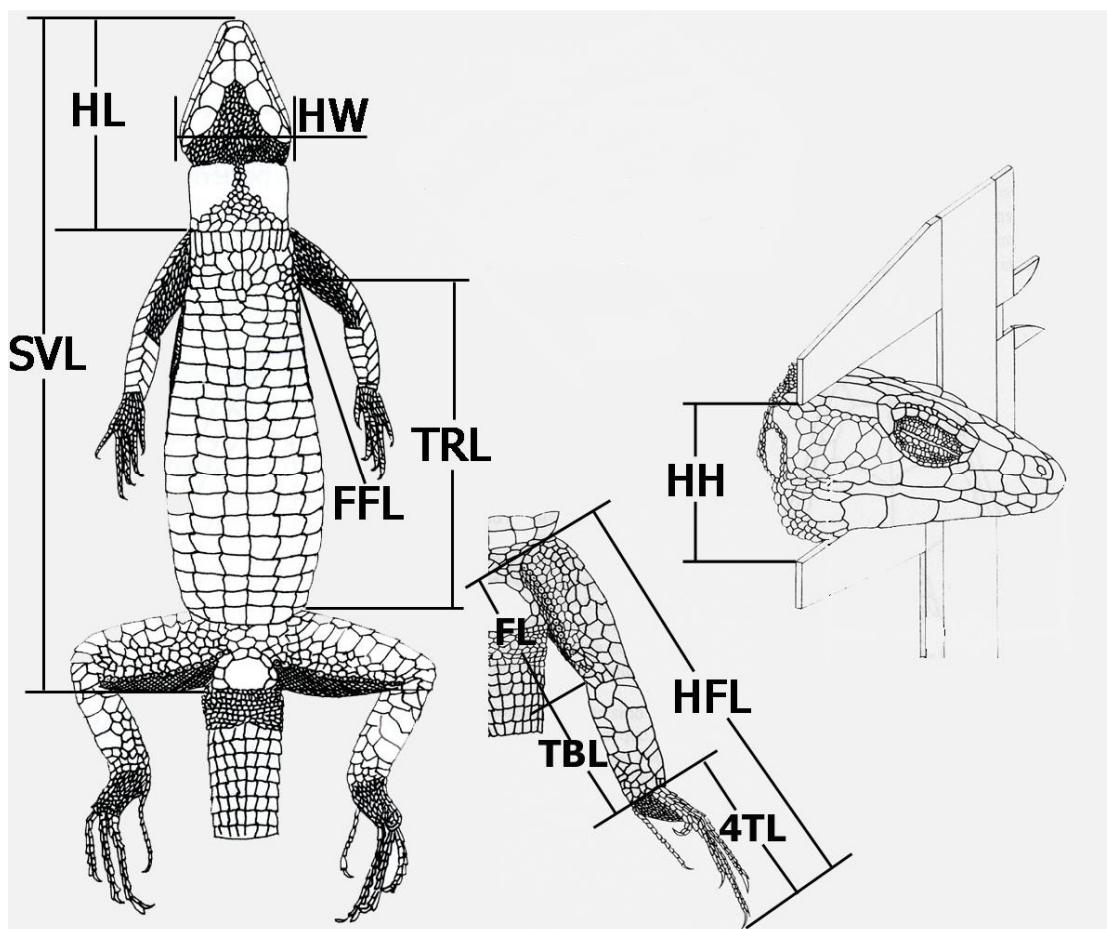


Figura 12 – Caracteres morfológicos medidos. (Modificado de Kaliontzopoulou *et al.*, 2007)



Figura 13 – Quantificação dos caracteres morfológicos com paquímetro digital.

Adicionalmente, todos os indivíduos que participaram nas provas foram radiografados com o objectivo de quantificar o número de vértebras do tronco, já que este carácter é sexualmente dimórfico em *P. bocagei* (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008b) e poderia influenciar a locomoção das lagartixas (Van Damme & Vanhooydonck, 2002). As radiografias foram realizadas com uma intensidade de 36Kv e uma exposição de 3mA/seg durante 0,03 segundos.



Figura 14 – Raio-X da fêmea F11.

2.6. Captura dos vídeos

Todos os vídeos gravados foram capturados das cassetes digitais para o programa Windows Media Player[®] através do programa de capturas e tratamento de vídeos MaxTRAQ Standard Version 2.13. Este programa permitiu capturar, cortar e guardar apenas as partes úteis dos vídeos para o trabalho pretendido. Neste caso capturaram-se os vídeos correspondentes a cada teste e prova, e foram identificados e guardados em pastas.

Após a captura dos vídeos, procedeu-se à marcação manual das escápulas desde o início ao fim de cada teste. Estas marcações digitais realizadas de *frame* em *frame*, isto é 25 vezes por segundo, pelo programa MaxTRAQ, permitiram obter as posições, velocidades e acelerações destas partes das lagartixas em cada um dos momentos.

Após a marcação das lagartixas em todos os vídeos, procedeu-se à leitura das posições, velocidades e acelerações com um programa complementar ao MaxTRAQ, denominado de MaxMATE Version 2.0.

2.7. Análise estatística

O tratamento estatístico foi realizado com recurso aos programas STATISTICA version 7.1 (Stat Soft. Inc., 2005) e R (R Development Core Team, 2009).

As variáveis biométricas e de desempenho foram transformadas para logaritmos de base 10. Para determinar se existia dimorfismo sexual no tamanho e/ou na forma do corpo, utilizou-se uma análise MANOVA (Análise Multivariada de Variância) considerando como factor o sexo das lagartixas e como descritores todas as variáveis biométricas. Seguidamente, procedeu-se a uma ANOVA para cada uma das variáveis biométricas, a fim de determinar os caracteres morfológicos que exibem dimorfismo sexual. Adicionalmente, foi realizada uma análise de covariância (M)ANCOVA, utilizando o tamanho corporal como covariável, para examinar a morfologia geral e cada um dos caracteres que apresentam dimorfismo sexual independentemente da variação em tamanho entre os sexos. De modo a representar de uma forma completa o tamanho corporal e poder estudar separadamente a variação observada em tamanho e forma, aplicou-se como medida o tamanho corporal isométrico (Kaliontzopoulou et al. 2010b).

Para este propósito, o conjunto de variáveis biométricas (excluindo o SVL) foi projectado sobre um vector isométrico, para obter o tamanho isométrico de cada indivíduo (TAMANHO). Assim, foi calculada uma regressão linear de cada uma das variáveis biométricas com o tamanho isométrico, para obter os resíduos, que foram tratados como variáveis de forma, considerando-se que estas estão corrigidas para o efeito do tamanho corporal.

Para a determinação da diferença entre sexos no número de vértebras do tronco foi realizada uma comparação não paramétrica (Teste U de Mann-Whitney).

A análise estatística das provas de locomoção foi semelhante à realizada para os caracteres biométricos. A existência de diferenças significativas entre machos e fêmeas para velocidades e acelerações nas diferentes provas foi testada globalmente (para todas as provas) através de uma MANOVA univariável, com as velocidades máximas e as acelerações das quatro provas como variáveis dependentes. No entanto, para excluir o efeito das eventuais variações individuais de desempenho utilizou-se uma ANOVA de medidas repetidas, considerando então o factor “prova” juntamente com o factor “sexo” e a sua interacção. Como na biometria, procedeu-se também a uma ANOVA univariável entre sexos, para cada prova e ainda a uma ANCOVA, utilizando o tamanho corporal como covariável para se identificarem as diferenças excluindo o efeito do tamanho corporal. Em todos os casos, uma vez detectadas diferenças significativas, foram realizadas as comparações entre pares através de testes *post-hoc* de Scheffé.

Dados os padrões complexos de diferenciação sexual observados nas variáveis de locomoção (ver Resultados), e com o objectivo de examinar a associação entre a locomoção (velocidade ou aceleração) e a biometria, utilizou-se a análise de correlações canónicas (programa R). Este tipo de análise examina a associação de dois blocos multivariáveis e tenta construir vectores lineares que maximizam a correlação observada entre os dois blocos. Para o bloco da locomoção, examinaram-se separadamente as velocidades e as acelerações atingidas nas diferentes provas. Para o bloco da biometria, analisaram-se em conjunto o tamanho corporal e a forma corporal representada pelas variáveis biométricas corrigidas para o efeito do tamanho. A significação da correlação observada entre os vectores canónicos calculados foi testada a partir de um processo de amostragem aleatória, repetida para 1000 ciclos. Neste procedimento, a correlação real observada foi comparada com valores calculados depois da distribuição aleatória dos dados e o nível de significação foi considerado como a proporção de correlações aleatórias que foram maiores que a real.

3. Resultados

3.1. Biometria

A análise das variáveis biométricas mostra a existência de diferenças significativas tanto no tamanho como na forma do corpo entre machos e fêmeas (Tabela 1). Os caracteres relacionados com o tamanho, como o comprimento da ponta do focinho à cloaca (SVL) e o comprimento do tronco (TRL) não apresentaram diferenças significativas, no entanto, os machos demonstram ser maiores do que as fêmeas nas restantes variáveis em estudo. Quando o efeito do tamanho corporal multivariado é excluído, confirma-se que os machos são relativamente maiores que as fêmeas para todas as medidas corporais, com excepção do comprimento do tronco (TRL) que é relativamente mais comprido nas fêmeas (Tabela 1, Figura 15).

Tabela 1 – Estatística descritiva (em mm) e resultados das comparações estatísticas das variáveis biométricas (log-transformadas) para fêmeas e machos de *Podarcis bocagei*. Os valores apresentados são a média \pm erro padrão (faixa superior) e o intervalo com os valores mínimos e máximos de cada uma das peças corporais (faixa inferior). Os valores de F e de p correspondem às ANOVAs e ANCOVAs considerando o sexo e SVL (faixa superior) com o sexo e o tamanho corporal multivariado como covariável (faixa inferior). SVL – comprimento da ponta do focinho à cloaca; TRL – comprimento do tronco; HL – comprimento da cabeça; HW – largura da cabeça; HH – altura da cabeça; FFL – comprimento da pata anterior; FL – comprimento do fêmur; TBL – comprimento da tíbia; 4TL – comprimento do 4º dedo da extremidade posterior; HFL – comprimento da pata posterior.

	Fêmeas (N = 12)	Machos (N = 12)	ANOVA (g.l.=1,22)		ANCOVA (g.l.=3,20)	
			F	p	F	p
SVL	53.863 \pm 1.206 46.250 - 60.130	55.998 \pm 1.454 45.700 - 61.710	1.14	0.297		
TRL	31.767 \pm 1.087 25.070 - 37.710	30.241 \pm 0.965 23.870 - 35.600	1.00	0.329	16.054 4.323	0.001 0.051
HL	17.017 \pm 0.357 14.840 - 19.260	21.108 \pm 0.719 15.710 - 23.950	25.74	<0.001	2.134 122.595	0.160 0.000
HW	7.728 \pm 0.148 6.860 - 8.680	9.386 \pm 0.219 7.470 - 10.550	37.94	<0.001	8.349 230.243	0.009 <0.001
HH	6.302 \pm 0.158 5.260 - 7.220	7.285 \pm 0.238 5.550 - 8.700	11.299	0.003	0.698 93.615	0.413 <0.001
FFL	17.716 \pm 0.321 16.070 - 19.850	21.100 \pm 0.299 18.720 - 22.390	57.70	<0.001	23.583 262.635	<0.001 <0.001
FL	6.878 \pm 0.130 6.240 - 7.490	7.523 \pm 0.183 6.440 - 8.270	7.94	0.010	0.002 21.504	0.969 <0.001
TBL	4.567 \pm 0.139 3.690 - 5.460	4.966 \pm 0.111 4.260 - 5.500	5.081	0.034	2.980 47.167	0.100 <0.001
4TL	12.303 \pm 0.286 11.240 - 14.780	14.049 \pm 0.400 11.070 - 16.020	12.50	0.002	0.554 24.786	0.465 <0.001
HFL	24.818 \pm 0.399 22.120 - 26.720	29.296 \pm 0.617 24.320 - 31.700	36.00	<0.001	6.199 121.005	0.022 <0.001
TAMANHO	1.071 \pm 0.008 1.022 - 1.107	1.126 \pm 0.009 1.050 - 1.160	22.33	<0.001		

Figura 15a – Médias com os respectivos intervalos de confiança (95%) das variáveis biométricas (log-transformadas e corrigidas para o tamanho) para fêmeas (F) e machos (M) de *P. bocagei*. (A – Tamanho; B – comprimento do tronco (TRL); C – comprimento da cabeça (HL); D – largura da cabeça (HW); E – altura da cabeça (HH); F – comprimento da pata anterior (FFL); G – comprimento do fêmur (FL); H – comprimento da tíbia (TBL); I – comprimento do 4º dedo da extremidade posterior (4TL) e J – comprimento da pata posterior (HFL)).

* = Significativo

n.s. = Não significativo

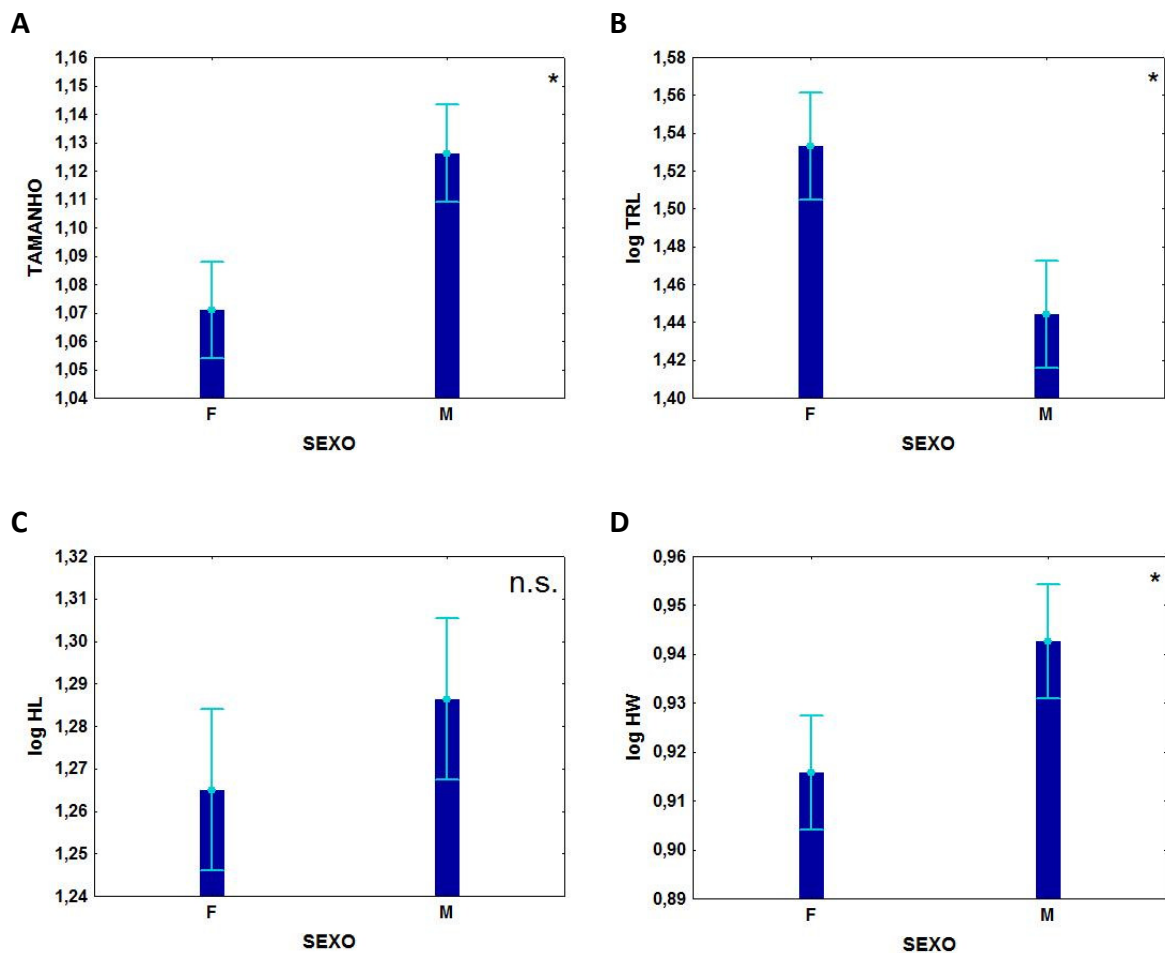
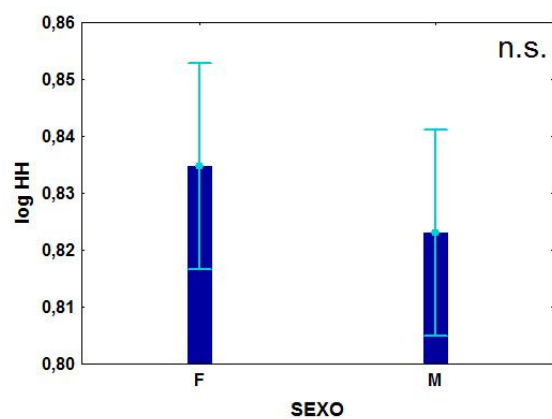
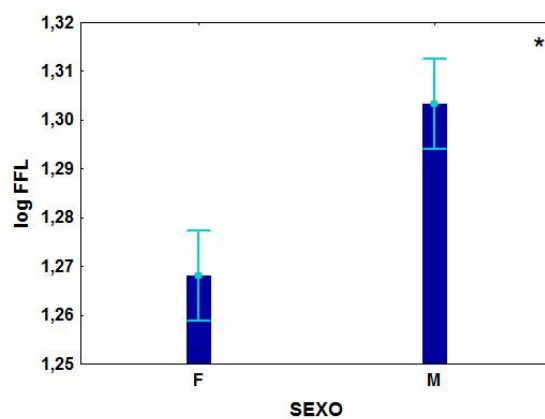


Figura 15b - Continuação

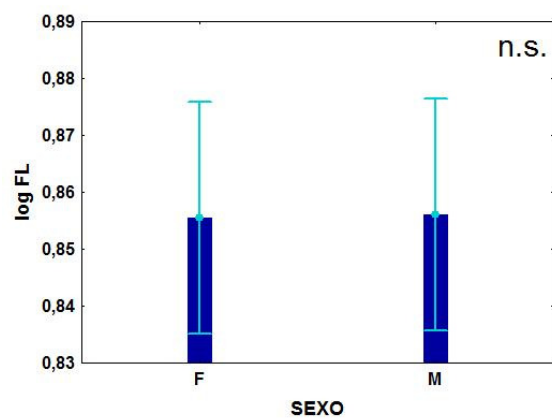
E



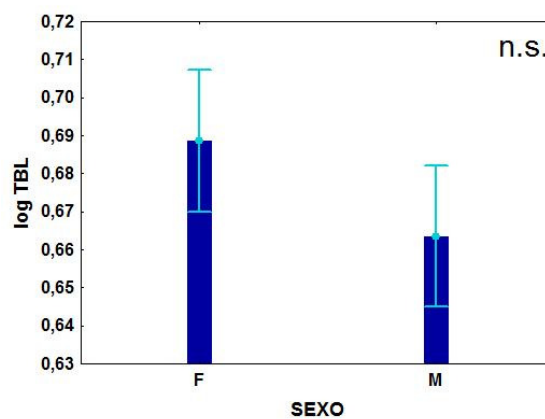
F



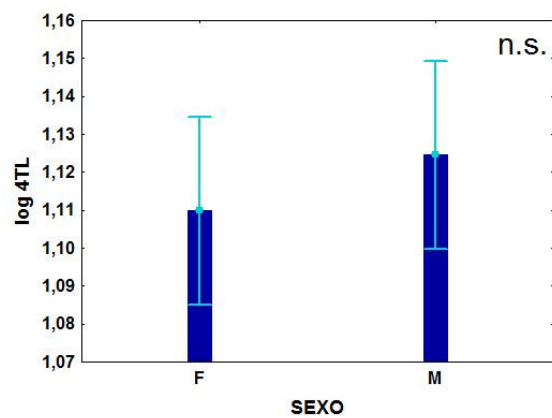
G



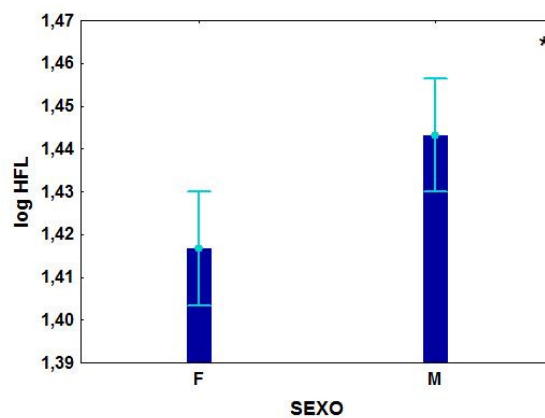
H



I

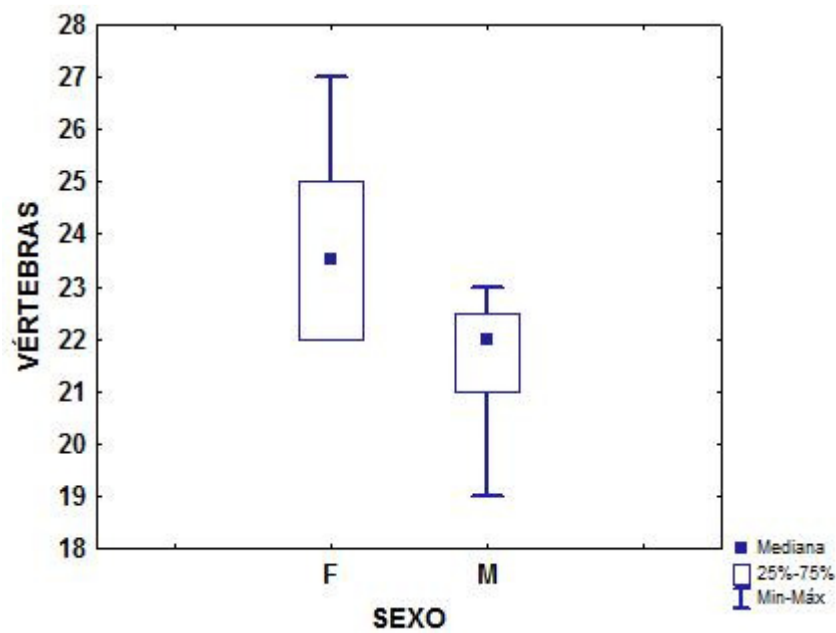


J



A contagem das vértebras do tronco (TRL) a partir das radiografias apresentou nas fêmeas uma mediana de 23.5, com um intervalo de 22 a 27, enquanto nos machos se apresenta uma mediana de 22 com um intervalo de 19 a 23 (Figura 16). A diferença no número de vértebras do tronco entre sexos foi estatisticamente significativa e favorável às fêmeas (Teste U de Mann-Whitney, $Z=2.63$, $p=0.009$).

Figura 16 – Valores da mediana e intervalo de vértebras do tronco, nos machos (M) e nas fêmeas (F) de *P. bocagei*.



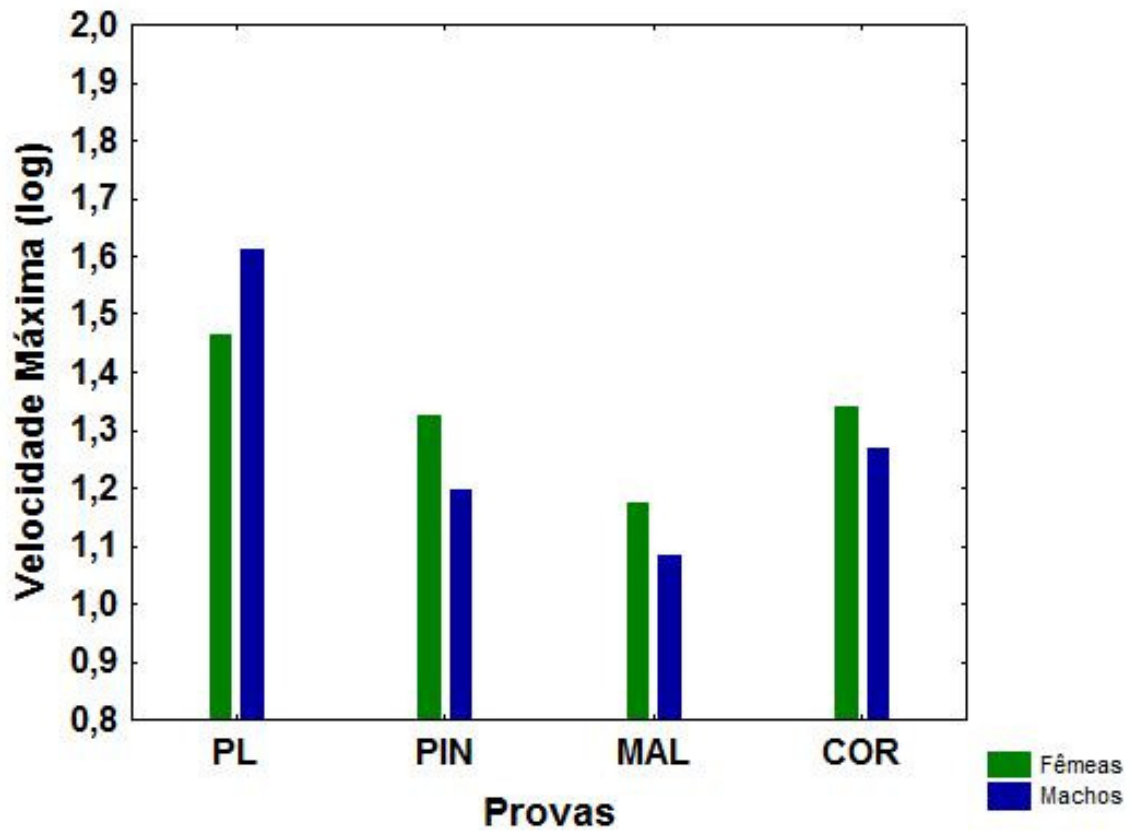
3.2. Locomoção

A comparação global das velocidades máximas atingidas durante as diferentes provas mediante uma MANOVA mostrou a existência de diferenças significativas entre machos e fêmeas ($F_{4,19}=6.421$, $p=0.002$). Contudo, uma ANOVA de medidas repetidas, considerando o factor “sexo”, “prova” (repetida) e a sua interacção, revelou que o efeito do sexo por si só não é significativo ($F_{1,22}=0.139$, $p=0.713$). No entanto, foram encontradas diferenças significativas entre provas nas velocidades máximas atingidas ($F_{3,66}=24.736$, $p<0.001$). Adicionalmente, foi observado um efeito significativo na interacção entre o tipo de prova e o efeito do sexo ($F_{3,66}= 3.324$, $p=0.025$). Este efeito deveu-se principalmente ao facto de os machos exibirem uma velocidade máxima superior na prova do plano com substrato de cortiça (PL) relativamente às restantes provas (testes *post-hoc* de Scheffé, $p<0.05$ em todos os casos), já que as fêmeas exibiram uma maior uniformidade nas velocidades máximas alcançadas nas diferentes provas. As comparações através das ANOVA univariadas não conseguiram detectar diferenças significativas nas velocidades máximas na locomoção entre os dois sexos, mesmo quando incorporado o efeito do tamanho corporal, excepto para a velocidade atingida na prova do labirinto “Pinboard” (PIN), em que relativamente ao tamanho corporal existem diferenças nas velocidades entre os dois sexos, sendo os machos relativamente mais lentos que as fêmeas (Tabela 2, Figura 17).

Tabela 2 – Estatística descritiva e resultados das comparações estatísticas das velocidades máximas alcançadas (log-transformadas) ao longo das quatro provas realizadas pelas fêmeas e machos de *Podarcis bocagei*. Os valores apresentados são a média \pm erro padrão (faixa superior) e o intervalo com os valores mínimos e máximos de cada uma das velocidades (faixa inferior). Os valores de F e de p correspondem às ANOVAs e ANCOVAs considerando o efeito do sexo e do SVL (faixa superior) e do sexo com o tamanho corporal multivariado como covariável (faixa inferior). (PL – Prova do plano com substrato de cortiça; PIN – Prova do labirinto “Pinboard”; MAL – Prova do plano inclinado 65° com substrato de malha metálica; COR – Prova do plano inclinado 65° com substrato de cortiça.)

	Fêmeas (N = 12)	Machos (N = 12)	ANOVA (g.l.=1,22)		ANCOVA (g.l.=3,20)	
			F	p	F	p
log Máx PL	1.463 \pm 0.107 0.960 - 2.071	1.612 \pm 0.093 1.193 - 2.119	1.115	0.303	0.039 3.505	0.845 0.076
log Máx PIN	1.325 \pm 0.065 0.917 - 1.786	1.196 \pm 0.036 0.997 - 1.402	2.995	0.098	4.973 0.020	0.037 0.888
log Máx MAL	1.173 \pm 0.073 0.827 - 1.714	1.084 \pm 0.079 0.763 - 1.541	0.687	0.416	0.419 0.375	0.525 0.547
log Máx COR	1.340 \pm 0.073 0.828 - 1.668	1.270 \pm 0.079 0.818 - 1.704	0.424	0.522	1.518 0.092	0.232 0.765

Figura 17 – Média das velocidades máximas atingidas durante as quatro provas realizadas (PL - Prova do plano com substrato de cortiça; PIN – Prova do labirinto “Pinboard”; MAL – Prova do plano inclinado 65° com substrato de malha metálica; COR – Prova do plano inclinado 65° com substrato de cortiça) nos dois sexos (Fêmeas e Machos) em *Podarcis bocagei*.

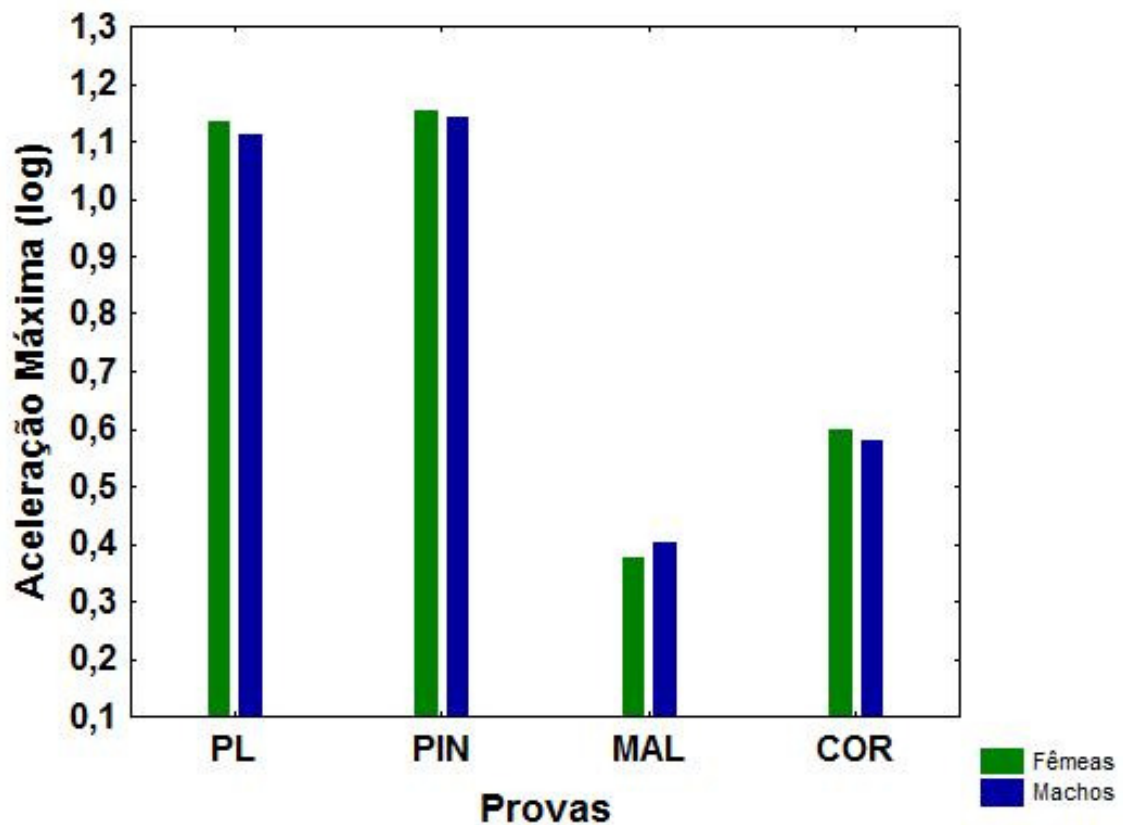


Finalmente, não se obtiveram diferenças significativas entre os dois sexos quando se considerou a aceleração máxima atingida durante as quatro provas de locomoção (MANOVA $F_{4,19}=0.188$, $p=0.942$). No entanto, a ANOVA de medidas repetidas permitiu inferir que existiam diferenças significativas entre as diferentes provas ($F_{3,66}=303.358$, $p<0.001$) e esta diferença foi significativa para todas as comparações, excepto para o par de provas PL e PIN (Provas do plano com substrato de cortiça e do labirinto “Pinboard”, respectivamente) (testes *post-hoc* de Scheffé, $p<0.05$ em todos os casos) (Tabela 3, Figura 18).

Tabela 3 – Estatística descritiva e resultados das comparações estatísticas das acelerações máximas alcançadas (log-transformadas) ao longo das quatro provas realizadas pelas fêmeas e machos de *Podarcis bocagei*. Os valores apresentados são a média \pm erro padrão (faixa superior) e o intervalo com os valores mínimos e máximos de cada uma das acelerações máximas (faixa inferior). Os valores de F e de p correspondem às ANOVAs e ANCOVAs considerando o efeito do sexo e SVL (faixa superior) e do sexo com o tamanho corporal multivariado como covariável (faixa inferior). (PL – Prova do plano com substrato de cortiça; PIN – Prova do labirinto “Pinboard”; MAL – Prova do plano inclinado 65° com substrato de malha metálica; COR – Prova do plano inclinado 65° com substrato de cortiça).

	Fêmeas (N = 12)	Machos (N = 12)	ANOVA (g.l.=1,22)		ANCOVA (g.l.=3,20)	
			F	p	F	p
log Máx						
PL	1.133 \pm 0.020 1.017 - 1.246	1.113 \pm 0.027 0.863 - 1.211	0.369	0.550	0.637 0.004	0.434 0.949
log Máx						
PIN	1.154 \pm 0.013 1.059 - 1.220	1.141 \pm 0.024 1.029 - 1.304	0.231	0.635	0.372 0.004	0.549 0.950
log Máx						
MAL	0.376 \pm 0.054 0.006 - 0.597	0.400 \pm 0.039 0.136 - 0.621	0.130	0.722	1.899 3.676	0.183 0.070
log Máx						
COR	0.599 \pm 0.039 0.423 - 0.894	0.579 \pm 0.031 0.457 - 0.863	0.165	0.689	0.797 0.051	0.383 0.823

Figura 18 – Média das acelerações máximas atingidas durante as quatro provas realizadas (PL - Prova do plano com substrato de cortiça; PIN – Prova do labirinto “Pinboard”; MAL – Prova do plano inclinado 65° com substrato de malha metálica; COR – Prova do plano inclinado 65° com substrato de cortiça) nos dois sexos (Fêmeas e Machos) em *Podarcis bocagei*.



3.3. Locomoção vs Biometria

A análise de correlações canônicas entre as variáveis biométricas (isometricamente corrigidas) e as velocidades de locomoção atingidas nas diferentes provas resultou num único vector estatisticamente significativo ($r=0.891$, $p=0.028$, Figura 19). Os dois sexos encontram-se visivelmente diferenciados ao longo dos primeiros eixos canónicos, tanto para a biometria como para a locomoção (Figuras 19 e 20). A revisão do contributo de cada uma das variáveis iniciais para o vector da biometria revelou que as variáveis biométricas mais associadas à velocidade eram o tamanho corporal e os comprimentos das extremidades anterior e posterior (FFL e HFL respectivamente). Na locomoção, a variável mais associada à biometria foi a velocidade no plano (PL; $r=0.641$) (Figura 20).

A análise de correlações canônicas entre a biometria e o conjunto de acelerações na locomoção não deu resultados significativos ($r=0.781$, $p=0.307$).

Figura 19 - Associação entre a biometria e a locomoção considerando os valores individuais observados para os eixos construídos pela análise de correlações canónicas. Os pontos cinzentos representam as fêmeas e os quadrados pretos, os machos.

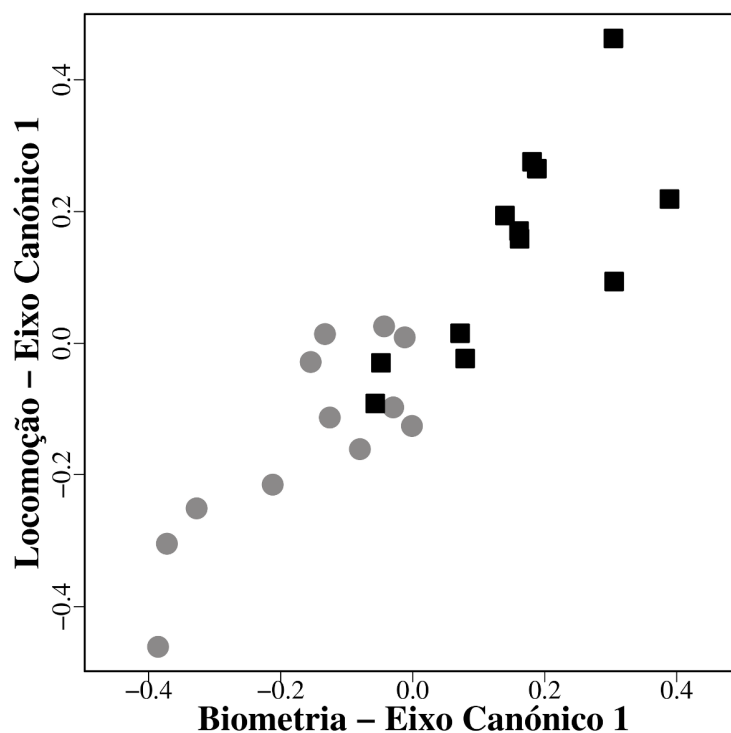
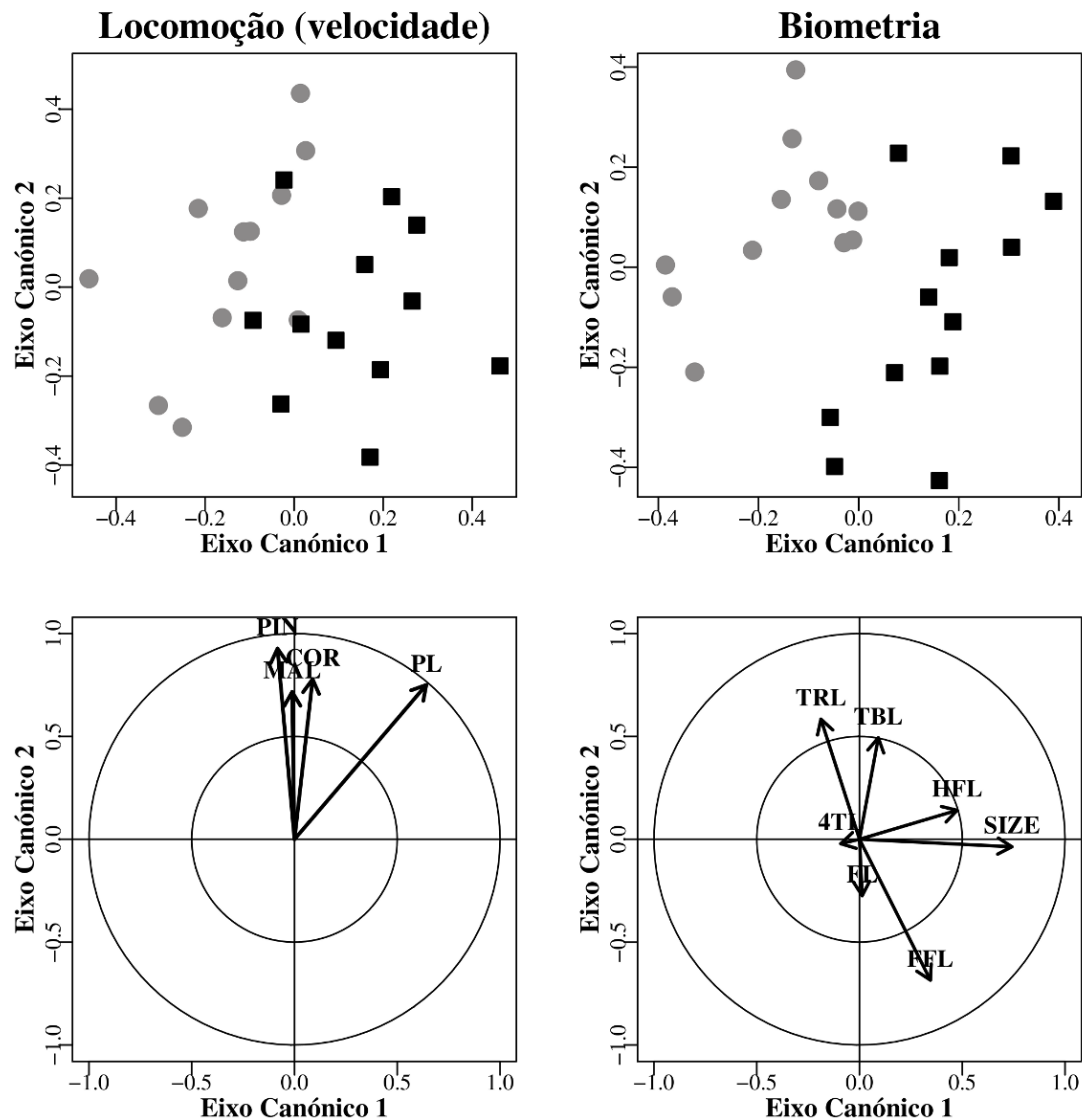


Figura 20 - Representação gráfica dos resultados da análise de correlações canônicas para os dois blocos de variáveis examinados. Em cima: valores individuais para os dois primeiros eixos (só o primeiro é significativo) em fêmeas (círculos cinzentos) e machos (quadrados pretos). Em baixo: contribuição das variáveis iniciais nos vectores canônicos para cada bloco. (PL - Prova do plano com substrato de cortiça; PIN – Prova do labirinto “Pinboard”; MAL – Prova do plano inclinado 65° com substrato de malha metálica; COR – Prova do plano inclinado 65° com substrato de cortiça; SIZE – tamanho; SVL – comprimento da ponta do focinho à cloaca; TRL – comprimento do tronco; HL – comprimento da cabeça; HW – largura da cabeça; HH – altura da cabeça; FFL – comprimento da pata anterior; FL – comprimento do fêmur; TBL – comprimento da tíbia; 4TL – comprimento do 4º dedo da extremidade posterior; HFL – comprimento da pata posterior.)



4. Discussão

4.1. Dimorfismo sexual – Biometria

O dimorfismo sexual pode surgir em forma, no tamanho ou através da combinação destes dois aspectos (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008a). No caso das lagartixas-de-Bocage, os resultados apurados sustentam que estas lagartixas são dimórficas sexualmente, tanto no tamanho como na forma (Tabela 1, Figura 15). Os machos são maiores atendendo ao tamanho global do corpo, um padrão que é habitualmente observado nesta espécie (Kaliontzopoulou *et al.*, 2006, 2007, 2008a, 2010b) e também noutras espécies da Família Lacertidae (Braña, 1996). Além de que, o estudo das diferentes variáveis biométricas indica que os machos são relativamente maiores que as fêmeas, considerando a maioria das partes corporais, apresentando a cabeça relativamente mais larga e os membros anteriores e posteriores relativamente mais compridos (Tabela 1, Figura 15). A única exceção observa-se no comprimento relativo do tronco, que é maior nas fêmeas do que nos machos (Tabela 1, Figura 15). Em concordância com este resultado, as fêmeas apresentam também um número superior de vértebras do tronco (Figura 16), segundo o que já tem sido indicado para a maioria das espécies de lacertídeos (Arnold, 1973, 1989) e nesta espécie em particular (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008b).

Este padrão geral de diferenciação morfológica entre os dois sexos concorda plenamente com resultados prévios obtidos noutras espécies de lacertídeos (i.e. Carretero & Lorente, 1993; Braña, 1996; Herrel *et al.*, 1996; Pérez-Mellado, 1998b; Molina-Borja, 2003; Roitberg, & Smirina, 2006; Kaliontzopoulou *et al.*, 2006, 2007, 2008a, 2010b). O maior tamanho corporal e a amplificação dos caracteres da cabeça nos machos sugerem uma relação com a selecção sexual neste sexo, já que tais características poderão incrementar a probabilidade de manter territórios maiores (Edsman, 1986; Gil *et al.*, 1988), competindo com rivais e assim, aceder a um maior número de fêmeas que se encontrem em sobreposição com os seus territórios, além de que se encontram relacionadas com o abocanhar da fêmea durante a cópula (Stamps, 1983; Olsson & Madsen, 1995, 1998; López & Martín, J. 2001; Olsson *et al.*, 2002; Gvoždík & Van Damme, 2003; Huygue *et al.*, 2005; Fitze *et al.*, 2005) e, portanto, aumentando a hipótese de transmitir os seus genes à geração seguinte. Por outro lado, o tronco mais comprido exibido pelas fêmeas, provavelmente seja o resultado da acção da selecção por fecundidade, que favorece as fêmeas com os troncos maiores, pois um abdómen maior permite maximizar o tamanho e possivelmente otimizar a própria qualidade da postura (Olsson *et al.* 2002).

4.2. Dimorfismo sexual – Locomoção

Embora os resultados obtidos sobre o dimorfismo sexual na biometria coincidam com os estudos prévios disponíveis, o mesmo não acontece com o desempenho locomotor. Com efeito, o dimorfismo sexual no desempenho locomotor tem sido estudado em poucas espécies de lagartixas (Lailvaux, 2007) e na maioria dos casos, tais estudos têm indicado uma falta de diferenciação sexual no que diz respeito à velocidade de locomoção (Cullum, 1998; Peterson & Husak, 2006; Lailvaux, 2007) e chegou-se à mesma conclusão com os estudos até agora realizados nas espécies de lacertídeos (Van Damme *et al.*, 1997; Vanhooydonck *et al.*, 2000; Braña, 2003). Os resultados aqui obtidos, pelo contrário, indicam que existe tal diferenciação, embora seja difícil de detectar devido à complexidade das relações entre as variáveis. De facto, a análise da variação das velocidades atingidas nas diferentes provas só mostra diferenças entre os dois sexos, quando avaliadas num contexto multivariado, embora tais diferenças não possam ser atribuídas especificamente a uma ou mais provas, já que os resultados obtidos não são significativos (Tabela 2). Desta forma, pode inferir-se que as diferenças sexuais no desempenho locomotor estão relacionadas com a diferenciação entre sexos no que diz respeito à modificação da velocidade entre provas. Tal observação é confirmada pelos resultados significativos obtidos para a interacção entre os factores sexo e prova (ver Resultados) que indicam que enquanto os machos atingem uma velocidade significativamente maior no plano (prova PL) do que nas restantes provas (PIN, MAL e COR), as fêmeas mostram uma maior uniformidade ao longo de todas as provas (Figura 17).

Estes resultados são particularmente interessantes, por ser este o primeiro estudo que demonstra, claramente, a existência de dimorfismo sexual no desempenho locomotor em lacertídeos. A discordância com estudos prévios, provavelmente é devida ao facto de que, até agora, a investigação do desempenho locomotor em lagartixas tem-se centrado na análise das velocidades atingidas em diferentes provas separadamente, sem investigar também os efeitos da sua interacção. O padrão dimórfico aqui observado, embora complexo, fornece uma nova perspectiva sobre a diferenciação funcional nos dois sexos. Por um lado, a observação de que os machos de *P. bocagei* têm a capacidade de uma maior velocidade de corrida no plano em comparação com o resto das provas, enquanto as fêmeas têm um desempenho mais uniforme neste aspecto, e isto aponta para uma optimização diferente da capacidade locomotora nos dois sexos. Dada a importância do desempenho locomotor para a defesa da área territorial (Garland *et al.*, 1990; Perry *et al.*, 2004; Peterson & Husak, 2006; Husak *et al.*, 2008), uma maior velocidade no plano nos machos pode ser favorecida devido à selecção sexual, se tal característica lhes confere uma vantagem relacionada com a reprodução, como tem sido

comprovado noutras famílias de sáurios (Husak *et al.*, 2006; Irschick *et al.*, 2007). Neste aspecto, os machos de *P. bocagei* parecem mais dotados para realizar “sprints” e atingir grandes velocidades em extensões horizontais, característica que pode ser particularmente vantajosa quando patrulham os territórios ou encetam corridas para dispersar rivais (Van Damme *et al.*, 1997; Braña, 2003; Irschick *et al.*, 2005). Embora os estudos com lacertídeos até agora só tenham demonstrado um tamanho maior do domínio vital dos machos relativo às fêmeas durante a época reprodutiva (Edsman, 1986; Gil *et al.*, 1988) é razoável esperar que estes terão também uma maior mobilidade relacionada com as suas actividades reprodutivas (procura de fêmeas, patrulha e defesa de territórios, lutas com rivais), e ainda, que estejam mais expostos aos predadores (Castilla & Labra, 1998; Martín & López, 2001). Todos estes factores podem constituir uma pressão adicional que tenha resultado numa elevada capacidade locomotora em superfícies horizontais. Certamente, estas pressões actuam principalmente na época reprodutiva, quando no campo, os machos de *Podarcis* parecem atingir maiores velocidades nas interacções com competidores (Braña, 2003). No entanto, os resultados obtidos sugerem que os efeitos no desempenho perduram mesmo quando terminado o período reprodutivo, quando as interacções agressivas entre machos diminuem a um nível semelhante ao das fêmeas e a territorialidade é pouco marcada.

Em contraste com o que acontece nos machos, as fêmeas de *P. bocagei* mostram uma velocidade de locomoção mais regular entre as provas (Figura 17). Embora os mecanismos evolutivos responsáveis pela diferenciação sexual observada ainda precisem de ser investigados, a maior uniformidade observada nas velocidades atingidas pelas fêmeas sugere que este sexo possa estar moldado para uma maior multifuncionalidade locomotora. Deste modo, em vez de desenvolver uma capacidade extraordinária num só contexto locomotor, as fêmeas parecem manter o mesmo potencial locomotor quando enfrentam superfícies horizontais, obstáculos ou planos inclinados. De facto, na falta de uma pressão particular relacionada com a defesa de territórios, esperar-se-ia que o desempenho locomotor das fêmeas estivesse principalmente condicionado pelo risco da predação, que em princípio não depende da superfície utilizada. Deste modo, é necessário ter em conta que a capacidade locomotora de ambos os sexos pode ser modificada por vários factores externos que não foram considerados neste estudo. Por exemplo, em relação às fêmeas é importante considerar que, na época reprodutiva, a gravidez pode ser uma condicionante muito importante dos padrões observados, já que durante esse período as fêmeas apresentam uma redução da sua mobilidade, pelo menos como quando é medida no laboratório (Shine, 1980; Van Damme *et al.*, 1989). Adicionalmente, ambos os sexos podem potencialmente, sofrer uma variação sazonal na sua capacidade locomotora (Irschick *et al.*, 2006; Irschick & Meyers, 2007).

Em contraste com o que acontece com as velocidades, os resultados obtidos com a componente da aceleração não mostraram diferenças intersexuais no desempenho locomotor. No entanto, apareceram diferenças entre as diferentes provas, cujas acelerações são muito maiores nas duas provas em plano horizontal (PL e PIN) e menores no par de provas inclinadas (MAL e COR). Este efeito já era espectável, pois o efeito da massa corporal é maior num plano inclinado e portanto a aceleração é muito inferior quando se trata de subir inclinações. Além de que, as variações interindividuais devidas ao comportamento, devem afectar mais um parâmetro pontual como a aceleração, do que a velocidade máxima que resulta da avaliação do desempenho ao longo de toda a corrida. Contudo, à luz das diferenças significativas observadas entre os sexos na velocidade, pode sugerir-se que estudos futuros investiguem novamente, utilizando designs estatísticos mais complexos (e, como demonstra este trabalho, mais completos), a diferenciação potencial entre sexos noutros aspectos do desempenho locomotor, como a velocidade de explosão (*burst speed*) ou a resistência (*endurance*).

Por outro lado, é importante considerar as potenciais implicações do dimorfismo sexual observado no desempenho locomotor em *P. bocagei* para o funcionamento ecológico dos dois sexos. Em primeiro lugar, é preciso considerar que as velocidades atingidas nas diferentes provas no laboratório e a subtil diferença observada entre os sexos, podem ver-se acentuadas ou pelo contrário, atenuadas quando é analisado o desempenho locomotor dos dois sexos em condições naturais e sob diferentes contextos ecológicos. Desta forma, é conhecido que outras espécies de lagartixas mostram um uso diferencial do seu desempenho locomotor máximo dependendo da situação ecológica em questão e desenvolvem diferentes velocidades quando têm que capturar presas, fugir de predadores ou interagir com outros indivíduos (Braña, 2003; Irschick *et al.*, 2005; Husak 2006). No entanto, estes estudos têm-se centrado principalmente em machos ou têm agrupado os dois sexos, pelo que não é conhecido se os dois sexos apresentam o mesmo tipo de desempenho ecológico. Os machos ao estarem mais frequentemente envolvidos em interacções agonísticas com outros machos (Stamps 1983; López & Martín, 2001), seria de esperar que sofressem uma pressão mais alta no seu desempenho locomotor durante interacções deste tipo e portanto é possível que o dimorfismo sexual funcional observado no laboratório seja mais acentuado durante as interacções intraespecíficas. Em segundo lugar, é importante considerar que, mesmo quando o desempenho locomotor não atinge o máximo observado no laboratório, os padrões de locomoção dos dois sexos podem ser profundamente influenciados pelo comportamento. Desta forma, qualquer tipo de constrangimento na locomoção, como a gravidez nas fêmeas, pode ser regulado pelo comportamento, mediante a modificação da actividade, a redução da distância ao refúgio, etc. (Bauwens & Thoen, 1981; Van Damme *et al.*, 1989; Braña, 1993; Husak, 2006).

4.3. Relação forma-função – Locomoção vs Biometria

Analisando os resultados acima mencionados, que demonstram a existência de um marcado dimorfismo sexual morfológico e de uma complexa diferenciação entre os dois sexos no que diz respeito ao desempenho locomotor, surge naturalmente a pergunta: a morfologia é responsável pelas diferenças funcionais observadas entre sexos? A resposta não é óbvia, já que os dimorfismos na biometria e no desempenho poderiam derivar de causas comuns mas não estar directamente ligados. No entanto, os resultados obtidos demonstram que esta ligação existe no caso de *P. bocagei*, embora nem toda a morfologia esteja envolvida.

A primeira evidência nesta direcção surge na diferença significativa observada na velocidade no “Pinboard” entre sexos, quando incorporado na análise o efeito do tamanho corporal (Tabela 2), que sugere que para o seu tamanho as fêmeas correm mais rapidamente do que os machos nesta prova. A locomoção no “Pinboard” exige das lagartixas maior flexibilidade corporal, para serpentear e contornar os pinos que funcionam como obstáculos. A estrutura corporal que se encontra mais associada à manobrabilidade e que marcará a diferença no tipo de resposta de velocidade a esta prova, é o tronco. Então, quanto maior e mais flexível for o tronco, maior será a velocidade com que a lagartixa se desloca nestas condições. Assim, sabendo que em *P. bocagei* as fêmeas apresentam um tronco relativamente mais comprido e com mais vértebras do que os machos (Kaliontzopoulou *et al.*, 2008b, 2010), os resultados obtidos sustentam a nível intra-específico o pressuposto já comprovado entre espécies de que troncos com mais comprimento e com um maior número de vértebras aumentam a manobrabilidade e a flexibilidade corporais, permitindo atingir maiores velocidades em habitats estruturalmente complexos (Van Damme & Vanhooydonck, 2002). Neste sentido, parece que a diferenciação funcional locomotora entre os dois sexos de *P. bocagei* surge como exaptação (*sensu* Gould & Vrba, 1982), que é o resultado colateral da diferença morfológica determinada pela selecção por fecundidade nas fêmeas (Olsson *et al.*, 2002) mais do que de selecção natural a actuar especificamente sobre as fêmeas através do uso do habitat.

Por outro lado, o exame da associação global entre as variáveis biométricas e a velocidade num contexto multivariado revelou que existe uma forte correlação entre os dois atributos (Figura 19). De acordo com estudos prévios e com os pressupostos biomecânicos associados ao modo de locomoção destas lagartixas, os caracteres morfológicos envolvidos nesta associação são o tamanho corporal e o comprimento relativo de ambas as extremidades (Figura 20). A influência do tamanho corporal sobre o desempenho locomotor segue uma óbvia regra biomecânica, em que animais maiores

têm a capacidade de correr mais rapidamente, que é bem conhecida noutras espécies de lagartixas (Garland & Losos, 1994; Aerts *et al.*, 2003; Braña, 2003; Van Damme *et al.*, 2003). Além do tamanho corporal, as hipóteses biomecânicas ligadas ao desempenho locomotor indicam que o comprimento relativo das extremidades pode também aumentar a velocidade de corrida no plano horizontal através da modificação do comprimento da passada (Arnold, 1998; Vanhooydonck *et al.*, 2000; Vanhooydonck & Van Damme, 2001). Neste contexto, na ausência de obstáculos ou de restrições ligadas à escalada, um maior comprimento nas extremidades resulta num comprimento maior da passada e portanto numa velocidade maior (Kaliontzopoulou *et al.*, 2010b). Aliás, é biomecanicamente espectável que o comprimento das extremidades posteriores tenha um papel maior no aumento da velocidade no plano, já que são estes membros que fornecem o impulso necessário para o movimento (Vanhooydonck & Van Damme, 2001). Os resultados obtidos neste estudo confirmam estas previsões biomecânicas, já que evidenciam uma associação entre morfologia e velocidade de corrida determinada precisamente pelo tamanho corporal e pelo comprimento relativo das extremidades, com uma maior influência da extremidade posterior quando comparada com a anterior (Figura 20).

Portanto, observa-se em *P. bocagei* uma estreita ligação entre forma (morfologia) e função (velocidade de locomoção) mas, será que esta ligação se encontra reflectida nos padrões de dimorfismo sexual observados nestas características fenotípicas? O exame dos valores individuais calculado no espaço de correlações canónicas permite responder afirmativamente, já que os dois sexos se encontram visivelmente diferenciados tanto para a morfologia como para a locomoção (Figura 20). É importante aqui salientar que este tipo de análise multivariada examina a associação entre os dois blocos de variáveis, mas não associa *a priori* os indivíduos analisados a nenhum grupo (i.e. machos ou fêmeas). Portanto, a diferenciação sexual observada neste espaço multivariado surge espontaneamente, sem estar determinada pelo procedimento estatístico seguido. Desta forma, pode-se inferir que realmente, o marcado dimorfismo sexual morfológico observado nesta espécie está reflectido no desempenho locomotor dos dois sexos. Esta conclusão é muito relevante, já que se trata da primeira evidência que confirma a existência de diferenças sexuais no desempenho locomotor em lagartixas, e prova que a diferenciação morfológica entre os sexos é responsável por este padrão. É muito importante referir que algumas das previsões feitas no início deste estudo se confirmam, enquanto outras ficam ainda em dúvida. Por exemplo, estudos morfológicos anteriores levados a cabo em *P. bocagei* indicaram a possibilidade de que as fêmeas aproveitam a sua maior flexibilidade corporal, gerada por um tronco relativamente mais comprido e um maior número de vértebras, para aumentar o comprimento da passada, realizando um movimento mais serpentiforme (Kaliontzopoulou *et al.*, 2010b). Tal hipótese não se confirma pelos resultados obtidos, já que o comprimento relativo do tronco não parece

estar associado à velocidade em plano horizontal. No entanto, é importante ter em conta que o menor comprimento da passada das fêmeas poderá também ser compensado pelo aumento da sua frequência (Van Damme *et al.*, 1997). Estudos futuros poderiam aumentar a compreensão desta relação entre forma e função locomotora mediante o estudo das características cinéticas envolvidas na locomoção de machos e fêmeas (Van Damme *et al.*, 2003).

No contexto da evolução do dimorfismo sexual e do potencial envolvimento do desempenho (neste caso locomotor) nos mecanismos de selecção sexual (Lailvaux & Irschick, 2006; Irschick *et al.*, 2007) é ainda essencial analisar que processos evolutivos podem ter gerado os padrões de dimorfismo sexual observados em *P. bocagei*. Focando a atenção apenas no sistema de estudo em questão, pode colocar-se a hipótese da morfologia de machos e fêmeas ter divergido como resposta aos diferentes requerimentos locomotores impostos pela biologia e aos papéis reprodutores de cada sexo. Evidências noutras espécies de lagartixas confirmam, pelo menos parcialmente, esta observação, já que está demonstrado que uma elevada capacidade locomotora incrementa as possibilidades de um macho manter um território de boa qualidade, ter acesso a mais fêmeas e aumentar a sua aptidão reprodutora (*fitness*) (Garland *et al.*, 1990; Perry *et al.*, 2004; Peterson & Husak, 2006; Husak *et al.*, 2008). Sendo assim, a diferenciação morfológica entre sexos seria o resultado da pressão da selecção sexual sobre o desempenho locomotor. Esta hipótese parece plausível, dado que machos e fêmeas mostram uma marcada diferenciação nos caracteres biométricos associados com a locomoção, mas não explica de forma completa os padrões observados. Por um lado, o grau de dimorfismo sexual morfológico observado é muito maior do que o medido para o desempenho locomotor. Por outro lado, o dimorfismo sexual morfológico não fica restrito às características biométricas associadas à locomoção, mas pelo contrário, estende-se também a outras partes corporais, como o tamanho relativo da cabeça. Isto indica que a selecção sexual pode actuar sobre a morfologia destas lagartixas por várias vias, como por exemplo, através dos efeitos combinados sobre o desempenho locomotor e o desempenho associado com a força da mandíbula (Herrel *et al.*, 1996, 2001, 2002). Em todo o caso, ao contrário das extremidades e do tronco, o tamanho relativo da cabeça não parece ter repercussão no desempenho e pode considerar-se neutro em termos locomotores, o qual sugere uma certa independência das pressões selectivas sobre ambas as partes corporais.

É importante ainda considerar os potenciais efeitos da ligação observada entre morfologia e locomoção em *P. bocagei* no contexto do paradigma ecomorfológico (Arnold, 1983). Como já referido, este paradigma estabelece uma ligação entre forma e ecologia, usando a função como intermediário. Este estudo investigou a associação entre morfologia e locomoção, num contexto individual e de dimorfismo sexual, mas não os

seus efeitos sobre a ecologia. Embora faltem estudos ao nível intra-populacional sobre este aspecto, os resultados aqui obtidos podem auxiliar à formulação de algumas hipóteses para futura investigação. Com base nos estudos intra-específicos realizados com lacertídeos (Arnold, 1998; Vanhooydonck & Van Damme, 1999; Vanhooydonck *et al.*, 2000) e com membros de outras famílias de sáurios (Losos, 1990; Bickel & Losos, 2002; Schulte II *et al.*, 2004; Collar *et al.*, 2010), pode fazer-se a predição de que a diferenciação morfológica e funcional observada em *P. bocagei* pode estar reflectida nas preferências ecológicas dos dois sexos e em particular no microhabitat utilizado por cada um deles. Desta forma, os machos de *P. bocagei*, que apresentam um maior tamanho corporal, extremidades mais compridas e uma maior capacidade locomotora em planos horizontais, seriam capazes de ocupar habitats mais abertos, enquanto as fêmeas, sendo mais polivalentes no aspecto locomotor, poderiam fazer um uso mais equilibrado dos diferentes microhabitats. No entanto, as observações empíricas feitas ao longo deste trabalho não indicam uma diferenciação evidente entre os sexos neste aspecto. Ainda, se esperaria que estas diferenças fossem mais acentuadas na época reprodutiva, quando as pressões de selecção sexual fariam com que os machos se aproximassem mais dos seus limites de desempenho. Também, poderia pensar-se que se a disponibilidade de microhabitats fosse limitada, haveria consequências no desempenho e na morfologia associada. Um estudo específico da variação morfológica de *P. bocagei* em resposta ao tipo de habitat (Kaliontzopoulou *et al.*, 2010a) indicou que, de facto, os dois sexos respondem de modo diferente no que respeita ao tamanho corporal, já que os machos de habitats abertos são relativamente maiores. No entanto, o comprimento relativo das extremidades apresentou modificações concordantes nos dois sexos, sendo maior em habitats abertos. Se a ligação entre a morfologia e o desempenho locomotor aqui evidenciada, se se mantivesse entre populações, esperar-se-ia que o dimorfismo sexual funcional fosse mais acentuado em zonas abertas.

Finalmente, é óbvio que a associação entre morfologia e desempenho está condicionada por muitos outros factores além dos que aqui foram analisados e que podem modificar os padrões de dimorfismo sexual observados. A temperatura (Bauwens *et al.*, 1995; Lailvaux *et al.*, 2003; Lailvaux 2007), a fisiologia reprodutiva (Huyghe *et al.*, 2009), a condição física (Brown & Griffin, 2003; Amo *et al.*, 2007) o risco de predação (Martín, 2002), a autotomia caudal (Martín & Salvador, 1992; Salvador *et al.*, 1995; Capizzi *et al.*, 2007) e outros factores podem interagir com a morfologia para modificar o desempenho locomotor das lagartixas. E, por trás destes factores, a história evolutiva de cada espécie representa o efeito de pressões selectivas que actuaram no passado e que podem limitar a capacidade de adaptação a novas situações (Vanhooydonck & Van Damme, 2001; Arnold, 1998). No futuro, estudos experimentais detalhados e comparações múltiplas a nível inter e intra-específico permitirão generalizar conclusões

sobre as complexas relações entre morfologia e função na locomoção dos sáurios e a sua relevância evolutiva.

5. Conclusão

A análise das variáveis biométricas demonstra que em *Podarcis bocagei* existe dimorfismo sexual acentuado, tanto no tamanho como na forma (cabeça, tronco e extremidades), corroborando com estudos anteriores. O mesmo não acontece com o desempenho locomotor, já que a diferenciação entre os dois sexos, que aqui é evidenciada pela primeira vez em lacertídeos, seja de difícil detecção, devido à complexidade da relação entre as variáveis. De facto, a variação entre os sexos das velocidades atingidas durante as provas, só é detectada quando analisada num contexto multivariado. Com efeito, observa-se uma diferença no desempenho locomotor entre machos e fêmeas entre as diferentes provas. Em particular, os machos de *P. bocagei* atingem uma velocidade superior na corrida no plano, comparativamente com as restantes provas, enquanto as fêmeas têm um desempenho mais regular ao longo das diferentes condições. A análise multivariada conjunta das variáveis biométricas e de desempenho revela uma relação, embora parcial, entre morfologia e função locomotora. Por um lado, os resultados obtidos sugerem uma associação do comprimento relativo do tronco e número de vértebras (maiores nas fêmeas) com a manobrabilidade. Por outro, o tamanho corporal e o comprimento relativo das extremidades (maiores nos machos) relacionam-se com a velocidade de corrida horizontal, corroborando hipóteses biomecânicas e observações prévias. No entanto, o primeiro resultado interpreta-se como um resultado colateral da selecção por fecundidade nas fêmeas, o segundo parece representar uma resposta funcional genuína dos machos à selecção sexual, nomeadamente, num contexto da defesa do território, competição com outros machos e procura de fêmeas. A análise das relações complexas entre morfologia e função na locomoção dos sáurios e as suas implicações evolutivas representa uma linha promissora de investigação para o futuro, já que a diferenciação funcional entre sexos pode ter importantes consequências no comportamento e na ecologia dos dois sexos.

6. Bibliografia

Aerts, P.; Van Damme, R.; D'Août, C. & Vanhooydonck, B. (2003). Bipedalism in lizards: whole-body modeling reveals a possible spandrel. *Philosophical Transactions Royal Society of London B* 358: 1525-1533.

Aerts, P.; Van Damme, R.; Vanhooydonck, B.; Zaaf, A. & Herrel, A. (2000). Lizard locomotion: how morphology meets ecology. *Netherlands Journal of Zoology*, 50 (2): 261-277.

Amaral, M.J.; Veríssimo, C. & Carretero, M.A. (2006). Variação interespecífica das temperaturas corporais preferidas nas *Podarcis* Ibéricas e Norte Africanas. *Resumos do IX Congresso Luso-Espanhol e XIII Congreso Español de Herpetologia*, Donostia-San Sebastian, p. 108.

Amo, L.; López, P. & Martín, J. (2007). Habitat deterioration affects body condition of lizards: A behavioral approach with *Iberolacerta cyreni* lizards inhabiting ski resorts. - *Biological Conservation*, 135: 77-85.

Andersson, M. (1994). Sexual Selection: Monographs in Behaviour and Ecology. *Princeton University Press*, Princeton, New Jersey.

Arnold, E.N. (1973). Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, 25: 289-366.

Arnold, E.N. (1989). Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, 55: 209-257.

Arnold, E.N. (1998). Structural niche, limb morphology and locomotion in lacertid lizards (Squamata, Lacertidae); a preliminary survey. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, 64: 63-89.

Arnold, S.J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23: 347-361.

Barbadillo, L.J. & Bawens, D. (1997). Sexual dimorphism of tail length in lacertid lizards: test of a morphological constraint hypothesis. *Journal of Zoology*, 242: 473-482.

- Bauwens, D. & Thoen, C. (1981). Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 50, 733-743.
- Bauwens, D.; Garland, T. jr.; Castilla, A.M. & Van Damme, R. (1995). Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 49: 848-863.
- Bickel, R. & Losos, J.B. (2002). Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in Chameleons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 91-103.
- Böhme, W. (1986). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Vol. 2/II. Aula-Verlag Wiesbaden, 434 pp.
- Braña, F. (1993). Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos*, 66: 216-222.
- Braña, F. (1996). Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos*, 75: 511-523.
- Braña, F. (2003). Morphological correlates of burst speed and field movement patterns: the behavioural adjustment of locomotion in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 135-146.
- Brown, R.P. & Griffin, S. (2003). Lower selected body temperatures after food deprivation in the lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Thermal Biology*, 30: 79-83.
- Butler, M. & Losos, J. (2002). Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs*, 72: 541-559.
- Capizzi, D.; Luiselli, L. & Vignoli, L. (2007). Flight initiation distance in relation to substratum type, sex, reproductive status and tail condition in two lacertids with contrasted habits. *Amphibia-Reptilia*, 28: 403-407.
- Carretero, M.A. (2004). From set menu to a la carte. Linking issues in trophic ecology of Mediterranean lacertids. *Italian Journal of Zoology*, 74 (Suppl. 2): 121-133.
- Carretero, M.A. (2008). An integrated assessment of the specific status in a group with complex systematics: the lizards genus *Podarcis* (Squamata, Lacertidae). *Integrative Zoology*, 3: 247-266.
- Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (1993). Morfometría en una comunidad de lacértidos mediterráneos, y su relación con la ecología. *Historia Animalium*, 2: 77-79.

- Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (1995). Reproduction of *Acanthodactylus erythrurus* in its Northern boundary. *Russian Journal of Herpetology*, 2(1): 10-17.
- Carretero, M.A.; Barbosa, D.; Sá-Sousa, P. & Harris, D.J. (2002). Poderá a sintopia modificar as características reprodutivas de *Podarcis bocagei* & *P. carbonelli*. VII Congreso Luso-Español, XI Congreso Español de Herpetología. Évora (Portugal), 2-5 October 2002.
- Carretero, M.A.; Ribeiro, R.; Barbosa, D.; Sá-Sousa, P. & Harris, D.J. (2006). Spermatogenesis in two Iberian *Podarcis* lizards: Relationships with male traits. *Animal Biology*, 56(1): 1-12.
- Castilla, A.M. & Labra, A. (1998). Predation and spatial distribution of the lizard *Podarcis hispanica atrata*: an experimental approach. *Acta Oecologica*, 19: 107-114.
- Chapple, D.G. & Swain, R. (2002). Effect of caudal autotomy on locomotor performance in a viviparous skink, *Niveoscincus metallicus*. *Functional Ecology*, 16: 817-825.
- Collar, D.C.; Schulte II, J.A.; O'Meara, B.C. & Losos, J.B. (2010). Habitat use affects morphological diversification in dragon lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 1033-1049.
- Cooper, W.E. Jr. & Vitt, L.J. (1989). Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *The American Naturalist*, 133 (5): 729-735.
- Cox, R.; Skelly, S. & John-Alder, H. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57: 1653-1669.
- Cullum, A.J. (1998). Sexual dimorphism in physiological performance of whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). *Physiology Zoology*, 71: 541-52.
- Edsman, L. (1986). Territoriality and Resource Defence in Wall Lizards (*Podarcis muralis*). - In: Rocek, Z. (ed.), *Studies in Herpetology*. pp. 601-604.
- Fairbairn, D.J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: patterns and processes in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 659-687.
- Farley, C. & Ko, T. (1997). Mechanics of locomotion in lizards. *Journal of Experimental Biology*, 200: 2177-2188.
- Ferrand de Almeida, N; Ferrand de Almeida, P.; Gonçalves, H.; Sequeira, F.; Teixeira, J. & Ferrand de Almeida, F. (2001): *Guias FAPAS – Anfíbios e Répteis de Portugal*. FAPAS – Fundo para a Protecção dos Animais Selvagens. Porto.

- Fitze, P.S.; Le Galliard, J.F.; Federici, P.; Richard, J. & Clobert, J. (2005). Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous Common Lizards. *Evolution*, 59: 2451-2459.
- Galán, P. (1996). Reproductive and fat body cycles of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Herpetological Journal*, 6: 20-25.
- Galán, P. (1997). Reproductive ecology of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Ecography*, 20: 197-209.
- Garland, T.Jr & Losos, J.B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: Wainwright, P. & Reilly, S. (eds.), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 240-302.
- Garland, T. Jr; Hankins, E. & Huey, R.B. (1990). Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology*, 4: 243-250.
- Gil, M.J.; Pérez-Mellado, V. & Guerrero, F. (1988). Estructura del habitat y dominios vitales en *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870). - *Miscel. l'ania Zoològica*, 12: 273-281.
- Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982). Exaptation a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- Gvoždík, L. & Van Damme, R. (2003). Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *Journal of Zoology of London*, 259: 7-13.
- Herrel, A.; Aerts, P. & De Vree, F. (1998). Ecomorphology of the lizard feeding apparatus: a modelling approach. *Netherlands Journal of Zoology*, 48: 1-25.
- Herrel, A.; Van Damme, R. & De Vree, F. (1996). Sexual dimorphism of head size in *Podarcis hispanica atrata*: testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis. *Netherlands Journal of Zoology*, 46: 253-262.
- Herrel, A.; Spithoven, R.; Van Damme, R. and de Vree, F. (2002). Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 13: 289-297.
- Herrel, A.; Van Damme, R.; Vanhooydonck, B. & De Vree, F. (2001). The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 662-670.

Hews, D. K. (1996). Size and scaling of sexually-selected traits in the lizard *Uta palmeri*. *Journal of Zoology*, 238: 743-757.

Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. (1969). Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: *Biology of the Reptilia*, vol. 1, Morphology A, p. 201-310. Bellairs, A. d'A., Parsons, T. S., Eds, London, Academic Press.

Husak, J. F. (2006). Do female collared lizards change field use of maximal sprint speed capacity when gravid? *Oecologia*, 150: 339-343.

Husak, J.F.; Fox, S.F. & Van Den Bussche, R.A. (2008). Faster male lizards are better defenders not sneakers. *Animal Behaviour*, 75: 1725-1730.

Husak, J.F.; Fox, S.F.; Lovern, M.B. & Van Den Bussche, R.A. (2006). Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution*, 60 (10): 2122-2130.

Huyghe, K.; Vanhooydonck, B.; Scheers, H.; Molina-Borja, M. & Van Damme, R. (2005). Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*, 19: 800-807.

Huyghe, K.; Husak, J.F.; Moore, I.T.; Vanhooydonck, B.; Van Damme, R.; Molina-Borja, M. & Herrel, A. (2009). Effects of testosterone on morphology, performance and muscle mass in a lizard. *Journal of Experimental Zoology*, 313A: 9-16.

Irschick, D.J. & Garland, T., Jr. (2001). Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 32: 367-396.

Irschick, D.J. & Losos, J.B. (1998). A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, 52: 219-226.

Irschick, D.J. & Losos, J.B. (1999). Do Lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean Anoles. *The American Naturalist*, Vol. 154: 293-305.

Irschick, D.J. & Meyers, J. (2007). An analysis of the relative importance of plasticity and natural selection in the morphology and performance of a lizard (*Urosaurus ornatus*). *Oecologia*

Irschick, D.J.; Herrel, A.; Vanhooydonck, B. & Van Damme, R. (2007). A functional approach to sexual selection. *Functional Ecology*, 21: 621-626.

- Irschick, D.J.; Bailey, J.K.; Schweitzer, J.A.; Husack, J.F. & Meyers, J.J. (2007b). New directions for studying selection in nature: studies of performance and communities. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80: 557-567.
- Irschick, D.J.; Herrel, A.; Vanhooydonck, B.; Huyghe, K. & Van Damme, R. (2005). Locomotor compensation creates a mismatch between laboratory and field estimates of escape speed in lizards: a cautionary tale for performance-to-fitness studies. *Evolution*, 59(7): 1579-1587.
- Irschick, D.J.; Ramos, M.; Buckley, C.; Elstrott, J. & Carlisle, E. (2006). Are morphology-performance relationships invariant across different seasons? A test with the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Oikos*, 114: 49-59.
- Kaliontzopoulou, A; Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2007). Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* Lizards. *Journal of Morphology*, 268: 152-165.
- Kaliontzopoulou, A; Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2008a). Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93: 111-124.
- Kaliontzopoulou, A; Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2008b). Interspecific and intersexual variation in presacral vertebrae number in *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli*. *Amphibia-Reptilia*, 29: 288-292.
- Kaliontzopoulou, A.; Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2010a). Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 1234-1244.
- Kaliontzopoulou, A.; Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2010b). Sexual dimorphism in traits related to locomotion: ontogenetic patterns of variation in *Podarcis* wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 530-543.
- Kaliontzopoulou, A; Carretero, M.A.; Llorente, G.A.; Santos, X. & Llorente, C. (2006). Patterns of shape and size sexual dimorphism in a population of *Podarcis hispanica* (Reptilia: Lacertidae) from NE Iberia. In *Mainland and insular lizards. A Mediterranean perspective* (ed. By C. Corti, P. Lo Cascio, and M. Biaggini), pp 73-89. Firenze University Press, Florence.
- Kingsolver, J. & Huey, R. (2003). Introduction: the evolution of morphology, performance, and fitness. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 361-366.

- Lailvaux, S. P. (2007). Interactive effects of sex and temperature on locomotion in reptiles. *Integrative and Comparative Biology*, 47 (2): 189-199.
- Lailvaux, S.P. & Irschick, D.J. (2006). A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behaviour*, 72: 263-273.
- Lailvaux, S.P.; Alexander, G.J. & Whiting, M.J. (2003). Sex-Based differences and similarities in locomotor performance, thermal preferences, and escape behaviour in the lizard *Platysaurus intermedius wilhelmi*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(4): 511-521.
- López, P. & Martín, J. (2001). Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 111-116.
- Losos, J.B. (1990). Ecomorphology, performance capability and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs*, 60: 369-388.
- Losos, J.B. & Irschick, D.J. (1996). The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. *Animal Behaviour*, 51: 593-602.
- Loureiro, A.; Ferrand de Almeida, N.; Carretero, M.A. & Paulo, O.S. (eds.) (2008): *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa. 257 pp.
- Martín, J. (2002): Comportamiento bajo riesgo de depredación: optimización de las decisiones de escape en lacértidos. *Revista Española de Herpetología* special volume: 71-78.
- Martín, J. & Avery, R.A. (1998). Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammmodromus algirus*. *Functional Ecology*, 12: 794-802.
- Martín, J. & López, P. (2001). Risk of predation may explain the absence of nuptial coloration in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 889-898.
- Martín, J. & Salvador, A. (1992). Tail loss consequences on habitat use by the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Oikos*, 65: 328-333.
- Martín, J. & Salvador, A. (1995). Microhabitat selection by the Iberian Rock Lizard *Lacerta monticola*: effects on density and spatial distribution of individuals. *Biological Conservation*, 79: 303-307.

- Molina-Borja, M. (2003). Sexual Dimorphism of *Gallotia atlantica atlantica* and *Gallotia atlantica maharotae* (Lacertidae) from the Eastern Canary Islands. *Journal of Herpetology*, 37: 769-772.
- Mouton, N. & van Wyk, J.H. (1993). Sexual dimorphism in cordylid lizards: A case study of the Drakensberg crag lizard, *Pseudocordylus melanotus*. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 1715-1723.
- Olsson, M. & Madsen, T. (1995). Female choice on male quantitative traits in lizards – why is it so rare? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 179-184.
- Olsson, M. & Madsen, T. (1998). Sexual selection and sperm competition in reptiles. In: *Sperm competition and sexual selection*. Birkhead, T. & Muller, A. (eds). Academic Press, San Diego.
- Olsson, M.; Shine, R.; Wapstra, E.; Ujvari, B. & Madsen, T. (2002). Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, 56: 1538-1542.
- Pérez-Mellado, V. (1998a). *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870). In: *Fauna Ibérica*, Vol. 10, Reptiles, Salvador A. (ed.), pp. 258-272. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.
- Pérez-Mellado, V. (1998b). Familia Lacertidae Oppel, 1811. In: *Fauna Ibérica*, Vol. 10, Reptiles, Salvador A. (ed.), pp. 161-326. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.
- Perry, G.; Levering, K.; Girard, I. & Garland, T. Jr. (2004). Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 67: 37–47.
- Peterson, C. & Husak, J.F. (2006). Locomotor performance and sexual selection: individual variation in sprint speed of collared lizards (*Crotaphytus collaris*). *Copeia*, 2006: 216-224.
- R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Roitberg, E.S. & Smirina, E.M. (2006). Adult body length and sexual size dimorphism in *Lacerta agilis boemica* (Reptilia, Lacertidae): between-year and interlocality variation. In: Corti, C., Lo Cascio, P. and Biaggini, M. (eds.), *Mainland and insular lizards. A Mediterranean perspective*. Firenze University Press, pp. 175-188.
- Sá-Sousa, P. (2001). A controversa sistemática das lagartixas do género *Podarcis* Wagler, 1830 (Sauria, Lacertidae) em Portugal. *PhD Thesis*. University of Lisbon.

- Sá-Sousa, P.; Pérez-Mellado, V. & Martínez-Solano, I. (2008). *Podarcis bocagei*. In IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. www.iucnredlist.org. Downloaded on 9 August 2010.
- Sá-Sousa, P.; Vicente, L. & Crespo, E. G. (2002). Morphological variability of *Podarcis hispanica* (Sauria: Lacertidae) in Portugal. *Amphibia-Reptilia*, 23 (1): 55-69.
- Salvador, A.; Martín, J. & López, P. (1995). Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammodromus algirus*. *Behavioural Ecology*, 6: 382-387.
- Schulte II, J.A.; Losos, J.B.; Cruz, F.B. & Núñez, H. (2004). The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 408-420.
- Shine, R. (1980). "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*, 46: 92-100.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64: 419-461.
- Slatkin, M. (1984). Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 38: 622-630.
- Stamps, J. (1983). Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In: *Lizard Ecology: studies of a model organism*. Huey, R. B., Pianka, E. R., Schoener, T. W. (eds). Harvard University Press, Cambridge Mass.
- Stamps, J. (1993). Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 123-145.
- Stamps, J. & Krishnan, V. (1997). Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary Ecology*, 11: 21-39.
- Stat Soft. Inc. (2005). STATISTICA (data analysis software system), version 7.1 www.statsoft.com.
- Stuart-Fox, D. & Moussalli, A. (2007). Sex-specific ecomorphological variation and the evolution of sexual dimorphism in dwarf chameleons (*Bradypodion* spp.). *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 1073-1081.
- Van Damme, R. & Vanhooydonck, B. (2002). Speed versus manoeuvrability: association between vertebral number and habitat structure in lacertid lizards. *Journal of Zoology of London*, 258: 327-334.

- Van Damme, R; Aerts, P. & Vanhooydonck, B. (1997). No trade-off between sprinting and climbing in two populations of the Lizard *Podarcis hispanica* (Reptilia: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 493-503.
- Van Damme, R; Aerts, P. & Vanhooydonck, B. (1998). Variation in morphology, gait characteristics and speed of locomotion in two populations of lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 63: 409-427.
- Van Damme, R.; Bauwens, D.; Castilla, A. M. & Verheyen, R. F. (1989). Effect of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Herpetology*, 35: 459-461.
- Van Damme, R.; Vanhooydonck, B.; Aerts, P. & De Vree, F. (2003). Evolution of lizard locomotion: context and constraint. In: Bels, V.; Gasc, J. & Casinos, A. (eds.), *Vertebrate Biomechanics and Evolution*. BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp. 267-282.
- Vanhooydonck, B. & Van Damme, R. (1999). Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 785-805.
- Vanhooydonck, B. & Van Damme, R. (2001). Evolutionary trade-offs in locomotor capacities in lacertid lizards: are splendid sprinters clumsy climbers? *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 46-54.
- Vanhooydonck, B.; Van Damme, R. & Aerts, P. (2000). Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology*, 14: 358-368.
- Vincent, S. & Herrel, A. (2007). Functional and ecological correlates of ecologically-based dimorphisms in squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology*, 47: 172-188.

Anexo I

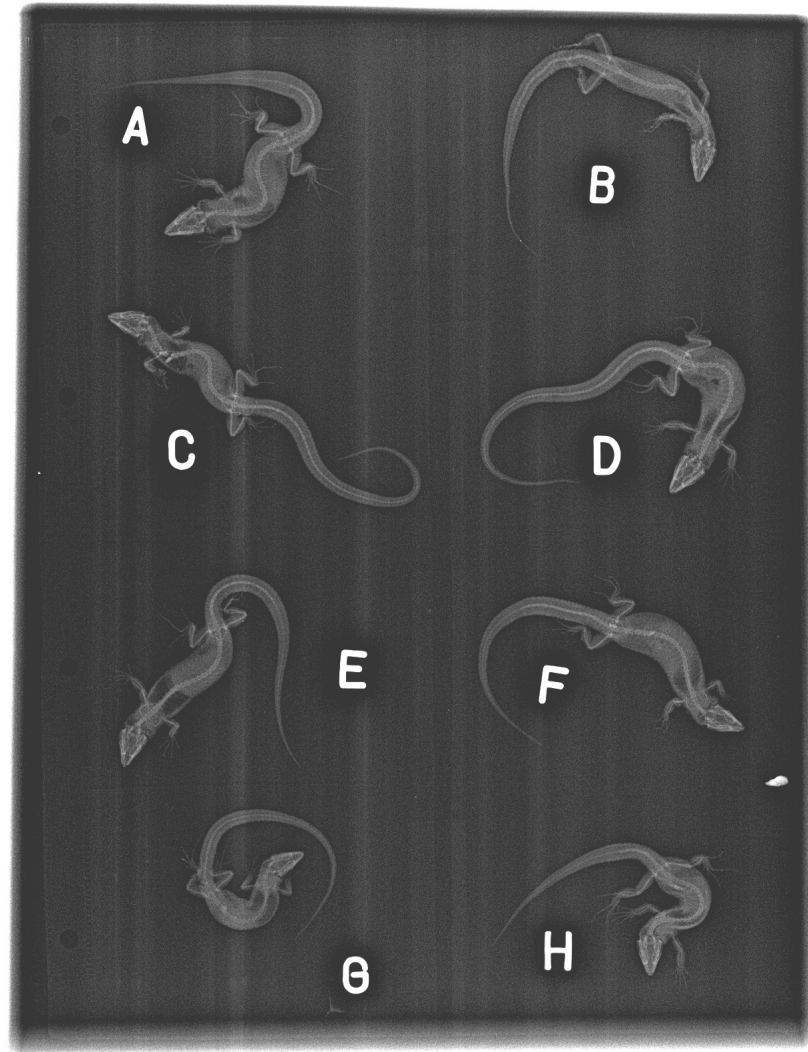
Calendarização das provas de velocidade de *Podarcis*

Calendarização das provas de velocidade de *Podarcis*

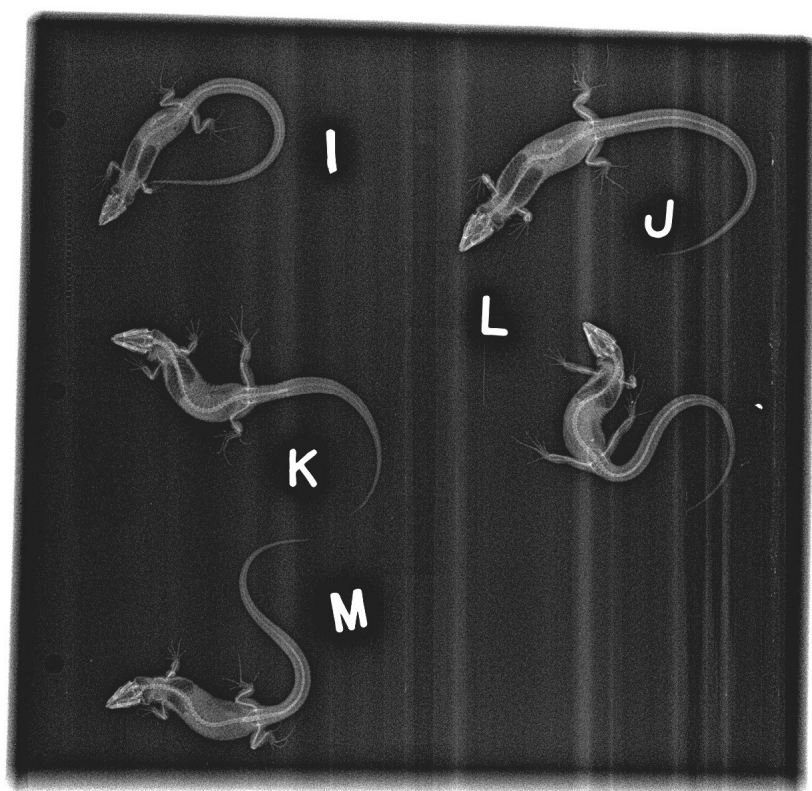
[illegible]

Anexo II

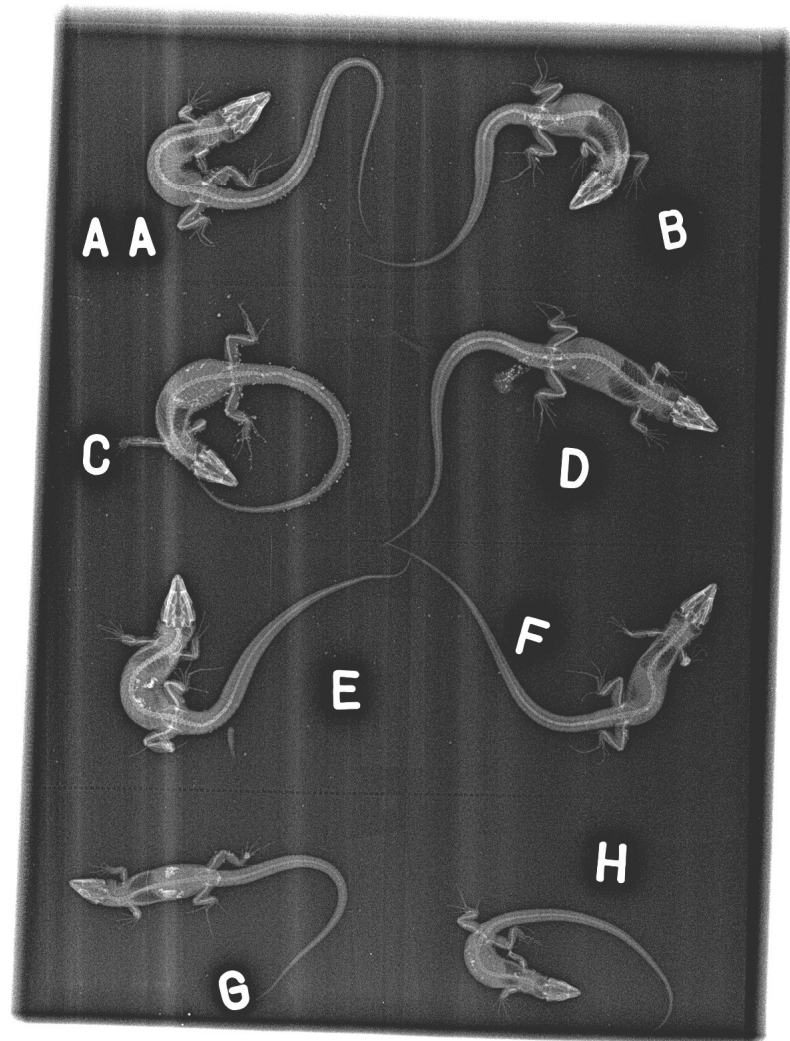
Raio-X das fêmeas de *Podarcis bocagei*.



Raio-X das fêmeas de *Podarcis bocagei* (continuação).



Raio-X dos machos de *Podarcis bocagei*.



Raio-X dos machos de *Podarcis bocagei* (continuação)

